



EESTI MAAÜLIKOOL

Põllumajandus- ja keskkonnainstituut

Eleri Dubolazov

KARTULI FÜSIOLOOGIA SÕLTUVALT VILJELUSVIISIST

THE PHYSIOLOGY OF POTATO DEPENDING ON CULTIVATION PRACTICES

Magistritöö

Põllumajandussaaduste tootmise ja turustamise õppekava

Juhendajad: dotsent Tiina Tosens, *PhD*

nooremteadur Linda-Liisa Veromann-Jürgenson, *MSc*

Tartu 2018

| | | | |
|--|---------------|---|------------|
| Eesti Maaülikool Kreutzwaldi 1, Tartu 51014 | | Magistritöö lühikokkuvõte | |
| Autor: Eleri Dubolazov | | Õppekava: Põllumajandussaaduste tootmine ja turustamine | |
| Pealkiri: Kartuli füsioloogia sõltuvalt viljelusviisist | | | |
| Lehekülgi: 47 | Jooniseid: 10 | Tabeleid: 1 | Lisasid: - |
| Õppetool: Taimekasvatus ja taimebioloogia | | | |
| ETIS-e teadusvaldkond ja CERC S-i kood: Soontaimede füsioloogia, B310 | | | |
| Juhendajad: Tiina Tosens, <i>PhD</i> ; Linda-Liisa Veromann-Jürgenson, <i>MSc</i> | | | |
| Kaitsmiskoht ja -aasta: Tartu 2018 | | | |
| <p>Rohkem kui 90% taime orgaanilisest ainekust moodustub fotosünteesiprotsessis. Taime ressursside kasutamise efektiivsus sõltub füsioloogilisest funktsioneerimisest, mis mõjutab biomassi ja seeläbi ka saaki. Antud töö eesmärgiks oli uurida, kuidas varieeruvad kartulitaimede füsioloogilised näitajad mahe- ja tavaviljeluses. Lisaks viidi läbi herbivooria katse, mille eesmärgiks oli välja selgitada, millist töötlust söövad kartulimardika (<i>Leptinotarsa decemlineata</i>) vastsed kõige rohkem.</p> <p>Magistritöö katsed viidi läbi 2017. aasta suvel Eesti Maaülikoolis Eesti Maaülikooli Eerika katsepõldudel pärit kartulitaimedega. Töösse võeti viis katsevarianti. Tavaviljeluse variantideks olid N0 (N₀P₀K₀) kontrollina, N100 (N₁₀₀P₂₅K₉₅) ja N150 (N₁₅₀P₂₅K₉₅). Maheviljeluses oli kontrollina Mahe 0 ning Mahe VK+VS, mida väetati veisesõnnikuga 20 t/ha ja kartulile eelnevalt kasvatati sügis-talvisel perioodil vahekultuure.</p> <p>Maheviljeluses oli taimedel suurem fotosüntees (A_n) ja õhulõhede juhtivus (g_s) kui tavaviljeluses. Tavaviljeluses oli maheviljelusest suurem fotosünteesiline vee kasutamise efektiivsus (WUE_{ph}). Töö tulemuste põhjal võib järeldada, et tavaviljeluses võis esineda vee defitsiiti, millele taimed reageerisid õhulõhede avatuse vähendamisega. Samuti oli tavaviljeluses suurim lehe kuivmass, mis võib olla moodustunud kaitsevastusena stressile, ressursi puudusele. Herbivooria katse tulemusena oli väiksemate kartulimardika vastsete (0,02-0,09 g) söödud lehe pindala suurem kui suuremate vastsete puhul (0,11-0,15 g). Kõige rohkem söödi töötlust N150, aga kuna kontrollvariante söödi rohkem kui N100, siis antud tulemuste põhjal ei saa väita, et vastsed eelistasid rohkema lämmastikuga töödeldud varianti.</p> <p>Kuna antud teema on uus ja vähe uuritud, siis selleks, et teha tulemustest ammendavad järeldused, on vaja viia läbi täiendavaid uurimusi. Kindlasti oleks oluline edasi uurida taime lehe anatoomiliste iseärasuste varieerumist viljelusviisiti ning biogeensete lenduvate ühendite emiteerimist, millel on oluline mõju taime füsioloogilistele protsessidele.</p> | | | |
| Märksõnad: fotosüntees, WUE_{ph} , maheviljelus, lämmastik, kartulimardikas | | | |

| | | | |
|---|-------------|---|---------------|
| Estonian University of Life Sciences Kreutzwaldi 1, Tartu 51014 | | Abstract of Master's Thesis | |
| Author: Eleri Dubolazov | | Curriculum: Production and Marketing of Agricultural Products | |
| Title: The physiology of potato depending on cultivation practices | | | |
| Pages: 47 | Figures: 10 | Tables: 1 | Appendixes: - |
| Chair: Crop Science and Plant Biology | | | |
| Field of research and (CERC S) code: Physiology of <i>Tracheophyta</i> , B310 | | | |
| Supervisors: Tiina Tosens, <i>PhD</i> ; Linda-Liisa Veromann-Jürgenson, <i>MSc</i> | | | |
| Place and date: Tartu 2018 | | | |
| <p>More than 90% of the plant's biomass is formed due to photosynthetic products. The effectiveness of the use of resources depends on the physiological functioning of the plant, which affects the formation of the biomass and, consequently, the yield. The aim of this master`s thesis was to study how physiological parameters vary in organically and conventionally grown potato plant. In addition, a herbivory test was conducted to determine which treatments are most commonly consumed by the Colorado potato beetle (<i>Leptinotarsa decemlineata</i>) larvae.</p> <p>The conventional treatments were N0 (N₀P₀K₀) as control, N100 (N₁₀₀P₂₅K₉₅) and N150 (N₁₅₀P₂₅K₉₅). There were two organic treatments: 1) Mahe 0 as control (no manure and catch crops) 2) Mahe VK+VS (bovine manure 20 t/ha and catch crops).</p> <p>In organic treatments, the photosynthesis (A_n) and stomatal conductance (g_s) were higher than in conventional treatments. Conventionally grown plants had the highest photosynthetic water use efficiency (WUE_{ph}). Based on the results, can be concluded that conventionally grown plants might have been in water deficit. The reaction in this situation was to reduce stomatal conductance. Also, the greatest leaf mass per unit area was in conventional treatment N0, which might have been formed as a result of defensive response to stress.</p> <p>As a result of herbivory test, the smaller (0,02-0,09 g) larvae consumed more than bigger (0,11-0,15 g) ones. N150 was consumed the most, but since the control treatments were consumed more than N100, it can not be said that the larvae preferred more fertilized treatment.</p> <p>Since the topic is quite new and little investigated, there is further research needed in order to make complete conclusions. Certainly, it would be important to study the anatomical features of leaf in certain treatment and the emission of biogenic volatile compounds which have a significant effect on the physiological processes of the plant.</p> | | | |
| Keywords: photosynthesis, WUE _{ph} , organic farming, nitrogen, Colorado potato beetle | | | |

SISUKORD

| | |
|--|----|
| SISSEJUHATUS | 5 |
| 1. KIRJANDUSE ÜLEVAADE | 7 |
| 1.1. Kartul | 7 |
| 1.1.1. Kartuli kasvustaadiumid | 7 |
| 1.1.2. Mullaniiskuse mõju kartulile | 8 |
| 1.1.3. Lämmastiku mõju kartulile | 9 |
| 1.1.4. Temperatuuri ja valguse mõju kartulile | 10 |
| 1.2. Gaasivahetus | 10 |
| 1.2.1. Fotosüntees | 10 |
| 1.2.3. Fotosüntees ja saak | 12 |
| 1.2.4. Õhulõhede juhtivus | 13 |
| 1.3. Vee kasutamise efektiivsus | 13 |
| 1.3.1. Fotosünteesiline vee kasutamise efektiivsus | 14 |
| 1.4. Lehe kuivaine kaal ühiku kohta | 14 |
| 1.5. Herbivooria | 15 |
| 1.5.1. Kartulimardikas ehk Koloraado mardikas | 16 |
| 2. MATERJAL JA METOODIKA | 17 |
| 2.1. Põldkatse | 17 |
| 2.1.1. Ilmastik | 18 |
| 2.1.2. Agrotehnika | 18 |
| 2.1.3. Kartulisort „Maret“ | 19 |
| 2.2. Gaasivahetuse mõõtmise | 19 |
| 2.3. Vee kasutamise efektiivsuse leidmine | 19 |
| 2.4. LMA arvutamine | 20 |
| 2.5. Herbivooria katse | 20 |
| 2.6. Üldlämmastiksisalduse proovid | 20 |
| 2.7. Biomass ja saak | 21 |
| 2.8. Andmetöötlus | 21 |
| 3. TULEMUSED JA ARUTELU | 22 |
| 3.1. Gaasivahetus ja vee kasutamise efektiivsus | 22 |
| 3.2. Lehe üldlämmastiksisaldus ja lehe kuivaine kaal ühiku kohta | 26 |
| 3.3. Biomass ja saak | 29 |
| 3.4. Herbivooria | 33 |
| KOKKUVÕTE | 37 |
| KASUTATUD KIRJANDUS | 39 |

SISSEJUHATUS

Kartul (*Solanum tuberosum* L.) on nii maailma kui ka Eesti mastaabis oluline toidukultuur. Kartul on maailmas toodangu poolest viies põllukultuur pärast suhkruroogu (*Saccharum officinarum*), maisi (*Zea mays*), nisu (*Triticum*) ja riisi (*Oryza*). Kartulit toodeti aastal 2016 maailmas kokku 19 246 462-l hektaril ligi 375 miljonit tonni (FAO 2016). 2017. aastal kasvatati kartulit Eestimaal 5400-l hektaril, mis moodustab kogu põllukultuuride kasvupinnast 0,81% ning kogutoodanguks oli 91 200 tonni (Eesti Statistika: PM03, PM04 2018).

Proгноositakse, et maailma rahvaarv kasvab 2050. aastaks üheksa miljardi lähedale, kuid ressursse, et toitu toota juurde ei tule ning seetõttu on oluline leida jätkusuutlikke lahendusi (Béné jt 2015). Üha enam juhitakse tähelepanu keskkonnasäästlikkusele ja keskkonna hoiule. Seda selleks, et ennetada ja vältida juba olemasolevaid probleeme. Lämmastikühendite sattumine veekogudesse ja selle tõusev kontsentratsioon on märkimisväärselt suurendanud veekogude eutrofeerumist ning mõjunud halvasti veeökosüsteemidele (Howarth 2008). Üheks lämmastikuga reostumise põhjuseks on sünteetiliste lämmastikväetiste liigne kasutamine ja leostumine põllumajanduses.

Järjest rohkem hakatakse maheviljelust nägema kui alternatiivset taimekasvatuse võimalust. Püütakse leida lahendusi, kuidas siiski hoida bioloogilist mitmekesisust, et põllumajanduslik tootmine oleks jätkusuutlik. Aastaks 2016 suurenes maheda põllumaa pindala maailmas 7,5 miljoni hektari võrra võrreldes 2015. aastaga (FiBL 2017). Mahetoidu sektor on kasvutrendis, mahetootjaid lisandub iga aastaga ning maheturu maht oli 2016. aastaks maailmas üle 80 miljardi euro (FiBL 2018). Tarbijate nõudlus on kasvutrendis kuna tarbijad on järjest rohkem keskkonna- ja terviseteadlikumad ning sellest tulenevalt eelistatakse võimalusel ilma pestitsiidideta ning sünteetiliste väetisteta kasvatatud toodet (Du jt 2017; Bryla 2016).

Käesoleva magistritöö eesmärgiks on välja selgitada, kuidas viljelusviis mõjutab kartulitaimede füsioloogiat ning see omakorda biomassi. Võrreldakse, kuidas füsioloogilised näitajad varieeruvad mahe- ja tavaviljelussüsteemis. Töö hüpoteesiks on: tavaviljeluses on kartulitaimede füsioloogilised näitajad suuremad kui maheviljeluses, seoses parema lämmastiku kättesaadavusega. Lisaks viidi läbi söömiskatse kartulimardika (*Leptinotarsa*

decemlineata) vastsetega, mille eesmärgiks oli teada saada, millist töötlust süüakse kõige rohkem.

Varasemalt on uuritud konkreetselt niiskustaseme mõju kartulitaimede füsioloogiale, kuid kuidas varieeruvad füsioloogilised näitajad erinevates viljelusviisides, nagu kajastub käesolevas töös, ei ole varasemalt uuritud. Füsioloogilistel protsessidel on oluline roll biomassi välja kujunemisel ning seetõttu ka saagi. Rohkem kui 90% taime biomassist on moodustunud tulenevalt fotosünteesilistest saadustest (Yamori 2016). Kartulimardikas on aga kõige olulisem kartuli kahjur, kes põhjustab suurt biomassi kadu (Alyokhin 2009). Herbivoori kahjustuse korral võivad taimes toimuda muutused CO₂ assimilatsioonis ja toitainete kontsentratsioonis, suurened ainevahetuse kiirus ning tõuseb erinevate kaitseühendite tootmine (Peschiutta jt 2018). Toitainete kadu ja fotosünteesilise lehepinna vähenemine herbivooria tõttu mõjutab ka taime kasvu. Kartulimardika kahjustus mõjub taimel bioloogilise stressina (Frost jt 2007).

Katsealused kartulitaimed pärinesid Eesti Maaülikooli Põllumajandus- ja keskkonnainstituudi Eerika katsepõldudelt ning andmete kogumine ja mõõtmised viidi läbi Eesti Maaülikoolis 2017. aasta suvel. Töös on esindatud katsevariantidena kaks maheviljeluse ning kolm tavaviljeluse varianti.

Töö autor tänab Tiina Tosensit ja Linda-Liisa Veromann-Jürgensoni töö ja katsete juhendamise eest. Suured tänud ka Vyacheslav Eremeevile, kes andis nõu ning aitas andmetöötlusega.

1. KIRJANDUSE ÜLEVAADE

1.1. Kartul

1.1.1. Kartuli kasvustaadiumid

Kartuli kasvustaadiumid liigendatakse viieks. Esimesena toimub idanemisfaas. Idanemine algab külvatud mugula silmast idu väljatulekuga ning lõpeb võrse maapinnale tärkamisega. Mugul on sellel perioodil ainukeseks energiaallikaks kuna fotosüntees ei ole veel alanud ning juured ei ole välja arenenud, et varustada taime toitainetega. Juurte arenemine alles algab. Teises kasvustaadiumis toimub vegetatiivne kasv, kus moodustuvad kõik taime vegetatiivsed osad: lehed, juured, varred ja stoolonid ehk võsundid. See staadium kestab seni kuni mugulad hakkavad arenema. Esimene ja teine kasvuperiood kestavad 30-70 päeva olenevalt külvi kuupäevast, mulla temperatuurist, kliimast ja muudest keskkonnateguritest. Teises kasvustaadiumis algab ka fotosüntees. (Johnson 2008)

Kolmanda kasvustaadiumi käigus moodustuvad stoolonite tipust uued mugulad, kuid mugulad ei hakka veel suurenema. See etapp kestab umbes kaks nädalat, mis võib aset leida alates juuni algusest kuni juuni lõpuni, olenevalt kasvukohast, külviajast, kliimast, mullatüübist ja sordist. Mugulad moodustuvad siis, kui taim toodab rohkem süsivesikuid kui on vaja taime kasvamiseks. Muutused ilmastiku- ja niiskuse tingimustes põhjustavad ebaühtlaste mugulate kogumi ning võivad häirida mugulate moodustumist. Taim võib algselt toota 20-30 väikest mugulat, kuid ainult 5-15 mugulat jõuavad küpsuseni. (Johnson 2008) Faktorid, mis mõjutavad stoolonite ja mugulate kasvu on fotoperiood, valgus, temperatuur, niiskus, toitainetega varustatus, seemnemugulate vanus ja külvamiskuupäev (O'Brien jt 1998). Optimaalse niiskuse- ja toitainetesisalduse olemasolu varajases kasvustaadiumis on kriitilise olulisusega, et säilitada ja suurendada mugulaid. Kolmanda kasvustaadiumi lõpus võib alata õitsemise. (Johnson 2008)

Neljandas kartuli kasvustaadiumis mugulate rakud suurenevad tänu vee, toitainete ja süsivesikute akumulatsioonile. See kasvufaas on viiest kõige pikema kestvusega, kestes tavaliselt 45-60 päeva. Viiendaks ehk viimaseks kasvufaasiks on mugulate küpsuse saavutamise faas. Taime maapealsed osad hakkavad muutuma kollaseks, fotosüntees väheneb järk-järgult, mugulate kasvutempo aeglustub, mugulad eralduvad stoolonitest ning taime maapealne osa hävib. (Johnson 2008)

1.1.2. Mullaniiskuse mõju kartulile

Kartul on kultuur, mis on väga tundlik põuale kuna taimel on hõre ja lühike juurestik (Jefferies 1993). Kartuli saagikus võib tunduvalt väheneda mulla vee defitsiidi tõttu. Samas on kahjulik ka liigne mullaniiskus, mis võib soodustada erinevaid haiguseid nagu näiteks kartuli-lehemädanik (*Phytophthora infestans*) või mugula märgmädanik (*Erwinia carotovora ssp. atroseptica*) (Adams, Stevenson 1990). Seetõttu on oluline tagada kartulile optimaalne veevarustus, et taim suudaks toota mugulaid. Vee defitsiit taimes mõjutab oluliselt lehtede moodustumist, nende arvu, suurust ning elujõulisust. Lehtede ja varte kujunemise protsess on mõjutatud koe vee sisalduse poolt (Jefferies 1989).

Kartuli veetarve on mahapanekust kuni tärkamiseni suhteliselt väike, idanemine toimub emamugulas oleva vee baasil. Pärast tärkamist suureneb ka vee vajadus seoses transpireeriva lehepinna ja selle kasvuga. Kartulitaimede veetarve on suurim õitsemise algusest kuni pealsete kasvu lõppemiseni. Õiepungade moodustumisest kuni täisõitsemiseni on optimaalseks mullaniiskuseks 80% väliveemahutavusest, enne ja pärast võiks jääda vahemikku 60-65%. Alla 40% võib juba hakata saak vähenema. Kartul vajab olenevalt kasvupiirkonnast ühe kilogrammi mugulate moodustamiseks 81-104 liitrit vett. Sademete summana kasvuperioodil vajab kartul 300-400 mm, varajased sordid vähem, hilised rohkem. (Jõudu 2002a) Haverkorti ja Koomani (1997) tööst selgus, et varajased kartulisordid on tundlikud varajase põua suhtes.

Kartulitaimede ebakorrapärane veega varustatus avaldab negatiivset mõju füsioloogilistele protsessidele. Näiteks põua korral kaob kartulilehtedes turgor ning fotosüntees lakkab. Võrreldes teiste põllukultuuridega, sulgevad kartulitaimed oma õhulõhed suhteliselt madalal mullavee defitsiidi juures (Sadras, Milroy 1996). Märkimisväärne õhulõhede juhtivuse vähenemine kartulitaimel on täheldatud juba väga varajases mulla kuivamise staadiumis (Jefferies, Mackerron 1989). Kartulitaimede kõige esmaseks tegevuseks põua korral on õhulõhede sulgemine. Morfoloogiliselt avaldub põuale reaktsioon lehepinna vähendamises (Jefferies 1993; Jefferies, MacKerron 1993). Väiksemate lehtede tootmine on tõhusaks kohanemise võtteks kuivas kasvukeskkonnas. Õhulõhed sulguvad, kui lehe vee potentsiaal langeb alla $-0,1$ MPa (Levy jt 2013). Täieliku õhulõhede sulgumise korral õhulõhede gaasivahetus asendub kutikulaarse juhtivusega, mis toimub läbi kutiikula (Boyer jt 1997).

1.1.3. Lämmastiku mõju kartulile

Mineraaltoitained on esmatähtsad kartulitaimede kasvuks ja arenguks (Kolbe, Stephan-Beckmann 1997a,b). Mineraalelemendid liigitatakse mikro- ja makroelementideks. Taimed nõuavad ja kasutavad rohkem makroelemente, kuid mõlemad elementide kategooriad on taime tervise seisukohalt siiski olulised. Makrotoitainetest on kartulile olulised lämmastik (N), fosfor (P), kaalium (K), kaltsium (Ca), magneesium (Mg) ja väävel (S). Kõige rohkem ekstraheerivad kartulitaimed ja mugulad mullast aga lämmastikku, fosforit ja kaaliumi (Pavek 2014). Vesi ja lämmastik on teada kui olulised faktorid mõjutamaks kartuli mugulate kasvu, arengut, kvaliteeti ja saagikust. Vee ja lämmastiku omavaheline koostoime on oluliseks teguriks saavutamaks optimaalne saak ja kvaliteet ning vähendamaks ressursikulusid ja lämmastiku reostust keskkonnale (Ojala jt 1990).

Liigne lämmastikuga väetamine lükkab edasi kartuli kolmandat ja neljandat kasvufaasi, taime küpsuse saavutamist, mugulate moodustumist ning toimub lehestiku liigne kasv mugulate arvelt (Pavek 2014). Vähesuse korral on piiratud aga taime vegetatiivne kasv (Tein 2014). Taimed kasutavad lämmastikku, et moodustada aminohappeid, mis järgnevalt lisatakse valkudesse ja nukleiinhapetesse (DNA ja RNA). Lämmastik on vajalik koostisosa klorofüllis, mis on omakorda valgust neelav pigment ning oluline fotosünteesiks. Lehtedesse koguneb enamik lämmastikust ning ligi pool lehtedes olevast lämmastikuisaldusest kasutatakse ära fotosünteesilistes protsessides (Onoda jt 2004).

Väetiste ja väetamise vajaduse määrab mulla tüüp, mulla viljakus, toitainete sisaldus mullas, eelnevad külvikorra kultuurid ja sort. Varajastel sortidel on lämmastikutarve väiksem, hilisematel suurem. Kui kartul järgneb liblikõielistele kultuuridele või kui eelnev kultuur on saanud rohkelt orgaanilist väetist, siis lisa lämmastiku vajadus on väiksem. Vajadus on tunduvalt suurem, kui kartul järgneb teraviljadele. Ka sademeterohke sügis-talvine periood ja kevad suurendavad lämmastikväetise vajadust. Enamasti väetatakse kartulit mahapanekuaegselt. Kartuli agronoomiliselt efektiivne lämmastikväetise norm on vahemikus 85-130 kg N/ha. Keskmise viljakusega muldadel on normiks 80-90 kg N/ha, viljakatel muldadel vähem ning huumusvaestel muldadel rohkem. (Kuldkepp, Roostalu 2002)

Maheviljeluses on olulisel kohal orgaanilised väetised. Orgaaniliste väetiste kasutamine on vajalik nii saagi kui ka mullaviljakuse säilitamise eesmärgil. Orgaanilised väetised parandavad mulla füüsikalisi ja hüdrofüüsikalisi omadusi ning seeläbi ka toiterežiimi. Üheks

parimaks orgaaniliseks väetiseks kartulile on tahke põhk või turbaallapanekuga veisesõnnik, mille normiks on 30-40 t/ha. Praktikas manustatakse sõnnikut kas mahapanekuaegselt või sügis-/kevadkünni alla. Kõige paremaid tulemusi on saadud aga orgaaniliste väetiste ja mineraalväetiste kooskasutamisel. Sõnniku võib asendada ka haljasväetistega. Sisseküntav haljasmass, mida on 20-25 t, on võrdne ligikaudu 30-40 t sõnniku toimega. (Kuldkepp, Roostalu 2002)

1.1.4. Temperatuuri ja valguse mõju kartulile

Kartuli mahapanekuaeg on soovitatavalt siis, kui muld on soojenenud 10 cm sügavuselt vähemalt 7 °C (Jõudu 2002a). Mugulate kasvuks ja arenguks on optimaalne mullatemperatuur 15-18 °C. Varajased kartulisordid vajavad arengutsükli läbimiseks aktiivsete temperatuuride summana 1000-1200 °C, keskvalmivad sordid 1200-1500 °C ning hilisemad kõige rohkem ehk 1500-1900 °C (Jõudu 2002b).

Kartul on valguslembeline kultuur. Valguse puuduse tõttu langeb taime assimilatsioonivõime, mis vähendab ka saaki ning selle kvaliteeti. Eesti tingimustes võiks eelistada kartuli varajast mahapanekut. Nii tagatakse juunis ja juuli alguses efektiivne pealsete kasv pikapäeva tingimustes ja ka hästi arenenud pealsed. See mõjub hästi assimileerimisvõimele ning nii suudetakse tagada piisav saagi formeerumine ka lüheneva päeva tingimustes. (Jõudu 2002b) Taimedele optimaalne valguskiirus on 1000 mol m⁻² s⁻¹ (Saar 1967).

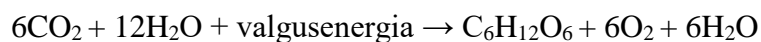
1.2. Gaasivahetus

1.2.1. Fotosüntees

Fotosüntees on rohelistes taimedes kulgev protsess, kus valgusenergia muudetakse keemiliseks energiaks. See avaldub väliskeskkonnast CO₂ ehk süsihappegaasi neelamises ning O₂ ehk hapniku eraldumises keskkonda (Miidla 1984). Enamik taimedes omastatakse CO₂ lehtede pooride, õhulõhede kaudu, mis suudavad oma avaust kiiresti muuta. Kui CO₂ on jõudnud lehe sisse, siis see levib rakkudevahelisest õhuruumist kloroplastidesse (Lambers jt 2008). Fotosünteesil eristatakse kolme põhilist protsessi: a) valguse neeldumine fotosünteesiliste pigmentide poolt tylakoidmembraanides b) elektronide transport ja bioenergeetika tylakoidmembraanides c) süsiniku fikseerimine ja ainevahetus stroomas (Yamori 2016).

Roheliste taimede lehed sisaldavad kloroplaste, kus leiab aset fotosünteesi esmane protsess. Fotosünteesi eest vastutavaks pigmendiks on peamiselt klorofüll, kuid ka karotenoidid. Fotosünteesi pigmentide poolt kogutud valgusenergia suunatakse kõigepealt fotosüsteemi I ja fotosüsteemi II kloroplastide tülakoidmembraanides (Nelson, Yocum 2006). Elektron liigub piki elektrontransportahelat fotosüsteemist II fotosüsteemi I ja seda kasutatakse NADP⁺ redutseerimiseks NADPH-ks. Fotosüsteemi II käigus saadakse elektronid vee (H₂O) hüdrolüüsist, mille tulemusena toodetakse O₂. Elektroni transpordi ajal moodustub tülakoidmembraanis H⁺ gradient, mida kasutatakse ATP tootmiseks ATP süntaasil. Seega, protsessi käigus, mis hõlmab nii fotosüsteemi II kui ka fotosüsteemi I, toodetakse ATP ja NADPH, mida kasutatakse süsiniku fikseerimiseks ja sellele järgneva süsiniku ainevahetuse jaoks. ATP ja NADPH tootmisega lõpeb fotosünteesi valgusstaadium ning algab pimestaadium ehk leiab aset Calvini tsüklil. Süsihappegaasi fikseerimine süsivesikuteks katalüüsitakse ensüümi RuBisCO poolt kloroplasti stroomas. RuBisCO moodustab peaaegu 50% kloroplasti valgust ning seda peetakse kõige levinumaks ensüümiks Maal. (Yamori 2016)

Fotosünteesi valem on (Yamori 2016):



Valemi põhjal võib järeldada, et süsihappegaas, vesi ja päikeseenergia on fotosünteesi lähteaineteks ning lõppsaadusteks on süsivesikud ning kõrvalproduktina vabaneb hapnik.

1.2.2. Fotosünteesi mõjutavad faktorid

Lehe fotosünteesi võivad mõjutada mitmesugused keskkonnatingimused nagu valgus (Yamori jt 2010a), temperatuur (Yamori jt 2005; Yamori jt 2006; Yamori jt 2010b), CO₂ kontsentratsioon (Yamori jt 2005), veerežiim, kuid ka mineraalne toitumine (Saar 1967). Parasvöötme taimedel on fotosünteesiks optimaalne temperatuur 20 °C, üle 30 °C hakkab fotosünteesi kiirus langema (Miidla 1984). Valguse intensiivsuse suurenedes kasvab ka fotosüntees, kuid seda seni kuni on saavutatud optimum ehk ligilähedal 1000 mol m⁻² s⁻¹ (Jõudu 2002a). Veerežiimi seisukohalt on oluline, et taimlehtedes ei oleks vee defitsiiti, mis paneb õhulõhed kinni ning takistab fotosünteesi protsessi (Saar 1967).

Mineraalse toitumise seisukohalt mõjutab fotosünteesi oluliselt lämmastik. Lehtede fotosünteesivõime on seotud lämmastikuga peamiselt seetõttu, et lämmastik on klorofüll ja Calvini tsükli valkude koostisosaks (Evans 1989). Seetõttu on oluline, et taim oleks

lämmastikuga piisavalt varustatud kogumaks lehtedesse klorofüll, mis on valgust neelav pigment (Saar 1967). Madala lämmastiksisalduse tõttu võib fotosüntees olla limiteeritud. Samas seisneb lämmastikupuuduse mõju fotosünteesile ka lehtede kasvu ja lehepinna suurenemise aeglustumises, mille tulemusena väheneb valgusenergia neeldumine taimikus (Viiralt 2006).

Atmosfääri CO₂ kontsentratsiooni tõusul koos kliima muutusega on potentsiaal suurendada taimede fotosünteesi, põllukultuuride kasvu ning vee kasutamise efektiivsust (Polley 2002). Lisaks on ka külvitihedusel oluline mõju fotosünteesile. Näiteks on leitud tatra (*Fagopyrum esculentum*) puhul, et suurim fotosüntees oli külvitihedusel 90 seemet m⁻², 90-120 seemet m⁻² puhul hakkas fotosüntees juba langema (Fang jt 2018). Kartulil on saadud suurim saak 70 cm vaolaiuse korral, kus 60 000 mugulat on pandud vakku vahekaugusega 20-30 cm (Jõudu 2002b).

1.2.3. Fotosüntees ja saak

Biomass moodustub taimede produktsiooniprotsessi tulemusena, mille üheks osaks on saak. Toodetava orgaanilise aine hulk sõltub taime väliskeskkonna tingimustest, taime arengust ning seisundist. Kartulisaak sõltub lehepinna suuruselt ja fotosünteesi kestusest. Üldiselt on hilised kartulisordid saagikamad kui varajased, sest nende fotosünteesi toimumisaeg on pikem ning selle aja jooksul moodustatakse rohkem biomassi. (Jõudu 2002a) Samas oleneb saagikus ikkagi kasvuperioodi ilmastikust, võrdsetel tingimustel varajase sordiga võib hilisem sort anda suurema saagi.

Lehtede suurenedes suureneb üldise kuivaine kogunemine ning ressursside arvelt kasvab ka saak. Seda aga juhul, kui kasvukeskkonna tingimused on optimaalsed. Lehepinna suurenemisel suureneb ka aurumispind ning vähese niiskuse ja tiheda külvi korral on mõju negatiivne. Sellisel juhul võib fotosünteesi intensiivsus langeda eelkõige taime alumistes ja keskmistes lehtedes. Nõrk valgus, mis limiteerib tiheda külvi korral fotosünteesi, võib põhjustada taimede väljavenimist. (Saar 1967) Lehtede aeglane kasv ja väikesed mõõtmed on ka väiksema saagikuse põhjuseks. Lisaks sellele, valguse vähenedes, muutuvad alumised lehed ülemiste lehtede fotosünteesi produktide tarbijateks, mis vähendab orgaanilise aine tootmist terve taime poolt (Jõudu 2002a).

1.2.4. Õhulõhede juhtivus

Õhulõhede juhtivus väljendab õhulõhe ava võimet kontrollida gaasivahetust lehte või lehest välja. Õhulõhe kaudu siseneb CO₂ ning väljub veeaur. Lisaks toimub õhulõhede kaudu taime hingamine ehk O₂ siseneb taime. Õhulõhed on väikesed poorid taime lehtede epidermises, mille ava on kontrollitud kahe sulgraku poolt, mis ümbritsevad avaust. Kui sulgrakud on lõtvunud, siis õhulõhe on peaaegu kinni, kui aga rakud on turgoris, siis poorid on avatud. (Tuzet 2011) Kui taimel on õhulõhed suletud, siis CO₂ ei saa lehte siseneda ning fotosünteesi intensiivsus langeb. Õhulõhede avanedes suureneb süsiniktoitumine, kuid suureneb ka transpiratsioon, mida on aga taimel otstarbekas vähendada, et säilitada kudedes vett. Seega on taime veerežiimi ja süsiniktoitumise vahel tugev antagonism (Miidla 1984). Transpiratsioon on vee, mis on võetud taime poolt üles mullast, kaotamine läbi taime õhulõhede. Veekaotus toimub aurumisena läbi õhulõhede ning selle hulk on seotud sellega, kui avatud on õhulõhed, milline on veesisaldus lehtedes ning ümbritsevast keskkonnast tulenevad tingimused (temperatuur jne) (Tuzet 2011).

Enamik taimedel avanevad õhulõhed varavalges ja on maksimaalselt avatud hommikutundidel. Keskpäeval hakkavad õhulõhed juba kitsenema ning sulguvad enamasti enne päikeseloojangut. Pilves ilmaga on õhulõhed vähem avatud kui selge ilmaga. (Miidla 1984) Mullavee puudujäägi korral kontrollib õhulõhede juhtivust hormoon ABA (*abscisic acid*) ehk abtsiishape, mille kontsentratsiooni suurenemisega õhulõhed suletakse (Liu jt 2005). Põua korral saadetakse taime juuresüsteemist taime maapealsele osale ABA molekulide abil signaal õhulõhede sulgemiseks, et veekadu vähendada või optimeerida. Suure kuumuse ajal on õhulõhed terve päev kinni ja avaneda võivad vaid varahommikul lühikeseks ajaks. Õhulõhede sulgemine keskpäeval transpiratsiooni vähendamiseks avaldab kahju aga taime fotosünteesile (Miidla 1984).

1.3. Vee kasutamise efektiivsus

Optimaalne niiskusesisaldus on eelduseks sellele, et saada põllukultuuridelt kõrget saaki. Põllumajandusse kulub ligi 70% mageveeressurssidest (Calzadilla jt 2010). Ülemaailmne kasvav magevee kui ressursi puudus nõuab rohkem keskendumist sellele, kuidas optimeerida vee kasutamise efektiivsust taimedes (Liu jt 2006). Seda nii paremaid niisutussüsteeme katsetades kui ka üldse taime füsioloogiat paremini tundma õppides. Kuivades piirkondades on taimede vee kasutamise efektiivsus olulise tähtsusega.

Vee kasutamise efektiivsusel (WUE - *Water Use Efficiency*) on ruumiliselt kui ka ajaliselt mõjutavad tegurid, mida tuleb selgesõnaliselt määratleda, et vältida segadust selle mõiste kasutamisel. Vee kasutamise efektiivsusest saab rääkida fotosünteesilisel tasemel, kui ajavahemik, mil mõõdetakse, on lühike (minutid, tunnid) ning ruumilisest aspektist lähtudes vaadeldakse vee kasutamise efektiivsust lehe või taime tasandil. Kui ajavahemik on aga keskmine või pikaajaline (päev, hooaeg) ning ruumiliseks skaalaks taim, siis on tegemist biomassi vee kasutamise efektiivsusega. Ka on olemas saagi vee kasutamise efektiivsus, kus peab olema teada saagikoristusindeks ning ajaliseks skaalaks on terve hooaeg ja ruumiliselt arvestatakse kogu taimelaotusega. (Steduto 1996)

1.3.1. Fotosünteesiline vee kasutamise efektiivsus

Fotosünteesiline vee kasutamise efektiivsus (WUE_{ph} - *Photosynthetic Water Use Efficiency*) on lehe fotosünteesi suhe lehe transpiratsiooni. Sellisel juhul mõõdetakse hetkelist CO_2 sidumise jaoks kulunud veehulka. Mida suurem on vee kasutamise efektiivsus, seda suurem on ka omastatud süsiniku kogus. Vee kasutamise efektiivsust mõjutab valgus, niiskus, temperatuur ja CO_2 kontsentratsioon. (Steduto 1996) Seega kõik, mis mõjutab fotosünteesi, mõjutab ka fotosünteesilist vee kasutamise efektiivsust. On teada, et osaline õhulõhede kinniolek suurendab fotosünteesilist vee kasutamise efektiivsust (Jones 1992). Nagu lämmastikusisaldus võib mõjutada fotosünteesi, mõjutab see ka vee kasutamise efektiivsust. Lämmastiku lisamine suurendab vee kasutamise efektiivsust märkimisväärselt juhul, kui sellest on puudus (Wang jt 2010).

1.4. Lehe kuivaine kaal ühiku kohta

Lehe kuivaine kaal pindalaühiku kohta (g/m^2) tähistatakse lühendina LMA (*leaf mass per unit area*) (Lamont jt 2002). Lehe kuivaine kaal ühiku kohta on oluline lehe tunnus, mida seostatakse funktsionaalsete, biokeemiliste ja struktuursete omadustega (Xiong jt 2016). Fotosünteesiline efektiivsus sõltub sellest, milline on saadaolev energiaressurss lehe kuivaines (Jones 1992). Taime leht on primaarne organ fotosünteesiks ning on ressursi ja energiavoogude vahendajaks ökosfääris. Tuntud üldreegel on see, et kiiresti kasvavatel liikidel kipub olema väiksem LMA ning kõrgem massipõhine lehtede fotosüntees (Wright jt 2004).

Lehe kuivaine koosneb paljudest komponentidest, mida saab rühmitada kaheksasse gruppi: mineraalid, orgaanilised happed, mittestruktuursed süsivesikud (tähtlik, lahustuvad suhkrud,

fruktaanid ehk polüfruktoosid), struktuursed ehk taimerakkude kestades paiknevad süsivesikud, lahustuvad fenoolid, valgud, ligniin ja lipiidid (Poorter jt 2009). Üldiselt hõlmavad eelnevalt nimetatud ühendid 90-95% taime biomassist (Poorter, Villar 1997).

Toitainete madala kättesaadavuse korral on ka lehe valgusisaldus palju madalam (Poorter, Villar 1997). Vähenenud valgusisaldus vähese lämmastiku tõttu avaldub LMA kahanemises (Xiong jt 2016). Üldiselt ei avalda toitained LMA-le suurt mõju, kuid mõju on suurem aga siis, kui taime kasv on toitainete defitsiidi tõttu väga piiratud. Muutused LMA-s, mis on tingitud toitainete puudusest, on põhjustatud eelkõige muutustest lehe tiheduses. Seega mõjutavad toitained lehe tihedust ning see omakorda mõjutab lehe kuivaine moodustumist. LMA-d mõjutab kõige rohkem valgus, temperatuur ning liigne vesi. Lähtuvalt katsetest on leitud, et LMA suureneb koos väheneva veetasemega. (Poorter jt 2009) Madalad temperatuurid piiravad rakkude suurenemist ning see viib suure hulga väikeste rakkude moodustumiseni, mis omakorda tekitab rohkem rakuseinu ja rakukihte (Atkin jt 2006). Rohkem rakukihte tähendab ka rohkem proteiine lehe ühiku kohta. Järjekult taimedel, mis on kasvanud madalatel temperatuuridel, on LMA kõrgem (Poorter jt 2009). Väga oluline mõju LMA-le on ka valgusel, mis võib näitajas põhjustada mitmeid muutusi. Näiteks on suure külvitiheduse korral alumistes lehtedes LMA väiksem kui ülemistes kuna alumised lehed jäävad valguse eest varju. Varjutingimustes kujuneb madal LMA, et suurendada valguse kättesaadavust. Taime vanemate alumiste ja ülemiste noorte lehtede vahel toimub süsteemne kiirgussignaalide jagamine. (Yao jt 2015) Alumised taimelehed saavad muuta ülemiste lehtede morfoloogiat (Jiang jt 2011).

1.5. Herbivooria

Herbivooria on taime söömine taimtoiduliste loomade või putukate poolt, millel on mõju taimestiku struktuurile ja koostisele. Herbivooria mõju taimele sõltub herbivoori toitumisviisist ja toitumise intensiivsusest (Schowalter 2011). Herbivoorid söövad taimi, et saada vajalikke toitaineid kasvamiseks, arenemiseks ja paljunemiseks (Behmer 2009). Taime lämmastiksisaldus on herbivooridele eluliselt oluline. Taimed tunnevad puudust eelkõige anorgaanilisest lämmastikust (nitraat- ja ammooniumioonid), loomsed organismid aga orgaanilisest lämmastikust (spetsiifilised proteiinid, aminohapped). Lämmastik suurendab putukate elujõulisust, kasvu ning paljunemise efektiivsust. (Mattson Jr. 1980)

Herbivooria korral leiavad aset mitmed taime ja herbivoori vahelised suhted. Herbivooriavastaseks kaitsevastuseks on taime poolt toodetud sekundaarsed

ainevahetusproduktid, biogeensed lenduvad ühendid, mis aitavad vältida taime biomassi kasutamist toiduna. Läbi biogeensete lenduvate ühendite emiteeritakse kahjuritele toksilisi ühendeid. (Mace, Mills 2015) Lämmastikväetiste kasutamine taimekasvatustes võib suurendada taimedel lämmastikupõhiste kaitseühendite tootmist (Sauge jt 2010). Putukad söövad sageli seda taimeosa, mis ei sisalda lämmastiku baasil põhinevaid allelokemikaale (toksilised sekundaarsed metaboliidid) (Liman jt 2017).

1.5.1. Kartulimardikas ehk Koloraado mardikas

Kartulimardikas on oligofaag, tema toidutaimed piirduvad maavitsaliste (*Solanaceae*) sugukonnaga. Kartulimardikal on neli arenemisstaadiumi: muna, vastne (tõuk), nukk ja viimasena valmik (mardikas). Vastse kasvujärkusi on neli ning vastsestaadium võib kesta 20 °C juures 18-20 päeva. Põlvkondade arv piirdub kahjuril enamasti kahega, kuid võib ulatuda ka neljani. (Kuusik 1978) Üks emane võib suvel muneda 150-2000 muna. Mardikate viljakus sõltub sellest, millised on ilmastiku- ja toitumistingimused ning vanus. Jaheda ilma korral mardikate aktiivsus ning söömine väheneb, mille tagajärjel langeb ka viljakus. Noored mardikad munevad rohkem kui vanemad. (Hiisaar, Metspalu 2002)

Mardikatel on haukamissuised, mis tähendab, et nad hammustavad ja näriavad oma toitu, süües lehtedesse mulke. Kartulimardikas toitub peamiselt lehtedest, kuid kui lehestik on juba nende poolt hävitatud või kolletunud, söövad nad ka kartulivarsi ning mullapinnale jäävaid mugulaid (Alyokhyn 2009). Kui jätta suure kartulimardikate arvukuse korral kartulitaimed hooletusse, võivad mardikad hävitada kogu biomassi. Tavaviljeluses on tõrjevõimalusena võimalik kasutada insektitsiide, kuid sealgi esineb probleeme – näiteks insektitsiidi resistentsus (Crossley jt 2018).

Taim, mida kartulimardikas sööb, avaldab mardikale füsioloogilist mõju. Toitudes noortest ja valgurikastest kartulilehtedest, aitab see stimuleerida munaraku arenemist ja munemise aktiivsust (Kuusik 1978). Samuti etendab toidu kvaliteet olulist rolli mardikate talvitumisel. Sügisel, kui taimed vananevad, suureneb lehtedes mineraalide ja lipiidide hulk, lämmastikusisaldus väheneb ning lehed puituvad. Selliste taimede söömine soodustab aga puhkeseisundi väljakujunemist. Kartulimardikas talvitub valmikuna põllul või põllu läheduses mullas, 20-30 cm sügavusel olenevalt mulla lõimisest. (Hiisaar, Metspalu 2002)

2. MATERJAL JA METOODIKA

2.1. Põldkatse

Uurimistöö katsed viidi läbi aastal 2017 juulis ja augustis Eesti Maaülikooli Põllumajandus- ja keskkonnainstituudi Rõhu katsejaama Eerika katsepõldudelt pärit kartulitaimedega. Kõiki tunnuseid uuriti sisetingimustes Eesti Maaülikoolis. Selleks valiti igast viljelusviisist kaks tervet taime kartulipõllult välja ning istutati sobivatesse pottidesse ja transporditi ülikooli, kus toimusid pärast vähemalt nädalast taimede kohanemist edasised mõõtmised. Korduste arv variandi kohta varieerub 2-5 vahel.

Uuritavaks kartulisordiks oli „Maret“. Kartulit ja teisi põllukultuure kasvatati pikaajalise külvikorra katse raames. Külvikorras oli viis põllukultuuri: oder (*Hordeum vulgare* L.) punase ristiku (*Trifolium pratense* L.) allakülviga, punane ristik, talinisu (*Triticum aestivum* L.), hernes (*Pisum sativum* L.) ja kartul. Külvikord oli neljas korduses ning antud katsesse võeti viis erinevat viljelussüsteemi. Katselappide suuruseks oli 50 m².

Katsevariantideks tavaviljeluses olid N0 (N₀P₀K₀) kontrollina, N100 (N₁₀₀P₂₅K₉₅) ja N150 (N₁₅₀P₂₅K₉₅) ehk väetatud lämmastikväetisega vastavalt 0 kg/ha, 100 kg/ha ning 150 kg/ha. Mahevariantidena võeti katsesse kartulitaimed, kus kasvatati talvel vahekultuure ja kevadel manustati veisesõnnikut 20 t/ha (Mahe VK+VS) ning kontrollvariant (Mahe 0), kus talveks jäi süsteemi neli välja taimikuta ning sõnnikut ei manustatud. Vahekultuuridena enne kartulit kasvatati talirukist (*Secale cereale*) ja tatart. Manustatud veisesõnniku keskmiseks kuivainesisalduseks (KA) oli 21,3% ehk 4620 kg KA, mis sisaldas keskmisena 2,2% üldlämmastikku, 35,6% süsinikku, fosforit 0,6%, kaaliumi 1,4%, kaltsiumit 1,2% ning magneesiumi 0,8%. Seega anti sõnnikukogusega 20 t/ha 92 kg N/ha, 25,5 kg P/ha ning 59,6 kg K/ha. Tulenevalt eelnevatest näitajatest on mahevariant Mahe VK+VS manustatud lämmastiku koguse poolest kõige ligilähedasem tavaviljeluse variandile N100. Sõnniku pH_{kcl} ehk happesus oli 7,5. Katseala mullatüübiks on liivsavi lõimisega näivleetunud muld (LP), mille pH_{kcl} oli 2017. aasta seisuga 5,94 ehk nõrgalt happeline ning huumusesisalduseks 2,43%.

2.1.1. Ilmastik

Sademetesumma perioodi (mai-august) jooksul oli 2017. aastal keskmisena 276,7 mm ning keskmine õhutemperatuur oli mais 10,2 °C, juunis 13,8 °C, juulis 15,9 °C ning augustis 16,8 °C (tabel 1). Kui võrrelda temperatuuri eelnevate aastate keskmisena (alates aastast 1969), siis oli 2017. aastal temperatuur perioodil mai-juuli ligi 2 °C madalam, ainult augustis oli 2 °C soojem kui eelnevate aastate keskmisena. Sademeid esines perioodi jooksul eelnevate aastate keskmisest ligi 20 mm vähem, enim sadas 2017. aastal augustis (106,2 mm) ning juunis (94,2 mm), mis on ka eelnevatest aastatest rohkem.

Tabel 1. Kasvuperioodi keskmine temperatuur (°C) ja sademetesumma (mm) aastal 2017 ning aastatel 1969-2017 keskmisena

| Kuu | Temperatuur | | Sademed | |
|--------|-------------|-----------|---------|-----------|
| | 2017 | 1969-2017 | 2017 | 1969-2017 |
| Mai | 10,2 | 11,4 | 15,5 | 55,6 |
| Juuni | 14,0 | 15,4 | 94,2 | 77,7 |
| Juuli | 15,9 | 17,5 | 60,7 | 70,2 |
| August | 16,8 | 16,2 | 106,2 | 87,5 |

Ilmastikutingimused mõjutavad oluliselt haiguste esinemist. 2017. aastal levis küllaltki rohkelt kartuli-lehemädanik, mille arengut soodustab jahedate (12-15 °C) ja soojade (20 °C) ilmade vaheldumine ning suur õhuniiskus (Lõiveke 2002).

2.1.2. Agrotehnika

Kartul külvasi aastal 2017 mai keskpaigas külvinormiga 2,7 t/ha ehk ligikaudu 52 900 seemnemugulat hektarile. Kartulivagude reavahe oli 70 cm ning mugulate vaheline kaugus reas 27 cm. Sõnniku manustamine maheviljelussüsteemis toimus aprilli lõpus. Tavaviljelussüsteemi väetati esimest korda mai lõpus, kus katsevariandid N100 ja N150 said 40 kg/ha N, 25 kg/ha P ning 95 kg/ha K. Teist korda väetati juuni alguses, mil manustati lämmastikväetist variantidele N100 ja N150 60 kg/ha. Juuni keskpaigas väetati töötlust N150 lisaks veel 50 kg/ha N ehk lämmastikunorm sai täis.

Enne kartulite mahapanekut viidi läbi mullaharimistööd nagu libistamine (tavaviljeluses), freesimine, kultiveerimine, kartuli vagude ajamine ning kasvuaegselt muldamine ja

äestamine. Tavaviljeluses viidi kahel korral läbi ka taimekaitsetööd kartuli-lehemädaniku tõrjeks. Kartul koristati maheviljeluses augusti lõpus ning tavaviljeluses septembri lõpus.

2.1.3. Kartulisort „Maret“

Kartuli „Maret“ puhul on tegemist keskvarajase sordiga, mis tähendab, et kasvupikkuseks on 85-100 päeva. Kartulitaim on keskmise kõrgusega ning õite värvus on punakasvioletne. Sort eelistab viljakaid kergema lõimisega soodsa niiskuserežiimiga muldi. Eelidandatult võib sort anda kõrge varajase saagi. Mugulate eelidandamine võiks toimuda 3-4 nädalat +12 – 15°C juures. Haiguste seisukohalt on „Maret“ küllaltki aeglase nakatumisega kartuli-lehemädanikku leviku algperioodil. Lisaks on sort kiduussi (*Globodera rostochiensis*)- ja vähikindel (*Synchytrium endobioticum*), samuti suhteliselt vastupidav viirushaigustele ning ka mustkärna (*Rhizoctonia solani*) nakatumisele. Lähtuvalt katsetest on sort sobilik ka mahekasvatuse. (Eesti Taimekasvatuse Instituut 2018)

2.2. Gaasivahetuse mõõtmine

Netofotosünteesi ja õhulõhede juhtivust mõõdeti infrapuna-gaasianalüsaatoriga Walz GFS-3000 Gas Exchange System (Heinz Walz, Germany). Netofotosüntees on fikseeritud süsiniku kogus, mis jääb järele pärast taime hingamist (Jallet jt 2016). Mõõtmiseks valiti välja tipus paiknev, terve, täiskasvanud, ilma kahjustusteta kartulitaimede leht, mis suleti õhukindlalt mõõtekambris. Masin seadistati parameetritega, kus suhteline õhuniiskus oli 60%, CO₂ kontsentratsioon 400 ppm ehk 0,04%, valgus 1200 µmol m⁻² s⁻¹, temperatuur 25 °C.

2.3. Vee kasutamise efektiivsuse leidmine

Fotosünteesi kiiruse ja õhulõhede juhtivuse ehk gaasivahetuse andmeid kasutati fotosünteesilise vee kasutamise efektiivsuse arvutamiseks. Fotosünteesiline vee kasutamise efektiivsus on CO₂ sissevoolu ehk fotosünteesi suhe õhulõhede juhtivusse ehk transpiratsiooni (Larcher 2003). Selle leidmiseks kasutati järgnevat valemit:

$$WUE_{ph} (\mu\text{mol/mol}) = \text{fotosüntees} (\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}) / \text{õhulõhede juhtivus} (\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}).$$

2.4. LMA arvutamine

Selleks, et saada teada LMA, jagati lehtede kuivaine kaal lehtede pindalaga. Iga töötuse kohta võeti mitmes korduses viis kartuli lehte. Lehed skaneeriti, et hiljem pindala ImageJ programmis mõõta. Lehed kuivatati kuivatuskapis 60 °C juures vähemalt 24 tundi ning pärast lehtede kuivamist kaaluti lehed.

2.5. Herbivooria katse

Selleks, et saada teada, millist töötust eelistavad süüa kartulimardika vastsed korraldati lehtede söömise katse. Katsesse võeti kümme kartulimardika vastset, millest viis olid väiksemad ja viis suuremat. Vastsed kuulusid esimesse ja teise kasvujärku. Väiksemate vastsete kaal jäi vahemikku 0,02-0,09 g ning suuremad olid 0,11-0,15 g. Iga töötuse kohta võeti kartulitaimelt kümme lehte, mis asetati plastkarpidesse ning iga lehe peale pandi sööma üks vastne. Vastset lasti lehel süüa üks tund. Enne lehe söömist vastsed kaaluti, et hiljem standardiseerida söödud lehe pindala vastse kaaluga. Söödud lehed skaneeriti ning programmis ImageJ mõõdeti söödud lehe pindala (cm²).

2.6. Üldlämmastiksisalduse proovid

Kartuli lehtede üldlämmastiksisalduse proovid määrati absoluutkuivast proovist kuivpõletusmeetodil elementanalüsaatoril varioMAX CNS (ELEMENTAR, Saksamaa). Töötuse kohta võeti mitmes korduses taimelt viis lehte. Lehed skaneeriti, et mõõta programmis ImageJ lehe pindala. Vastava töötuse lehed pandi eraldi ümbrikutesse ning seejärel vähemalt 24-ks tunniks 60 °C kuivatuskappi. Pärast lehtede kuivamist kaaluti lehed ning seejärel uhmerdati kuivanud lehed homogeenseks ning saadeti analüüsimisele Eesti Maaülikooli mullateaduse ja agrokeemia laborisse.

2.7. Biomass ja saak

Töös kasutatakse kartulitaime biomassi ja saagi andmeid, mis on määratud kartuli 85. kasvupäeval. Lähedal sellele ajavahemikule viidi läbi ka füsioloogilised mõõtmised. Kartuli biomassi all on arvestatud kogu taime biomassi: lehed, varred, juured ja mugulad.

2.8. Andmetöötlus

Andmete analüüsimiseks kasutati programmi Statistica versioon 13.0. Statistiliselt usutavad erinevused viljelussüsteemide vahel leiti Tukey HSD testiga. Tunnuste vaheliste seoste välja selgitamiseks kasutati lineaarset regressiooni. Statistilised usutavad erinevused ning seoste olulisus on määratud suurusega $p < 0,05$.

3. TULEMUSED JA ARUTELU

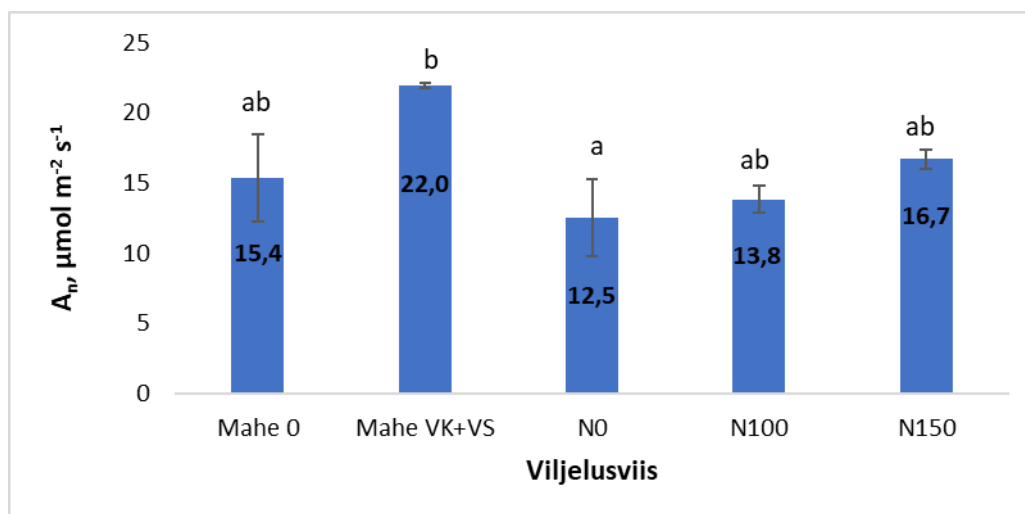
3.1. Gaasivahetus ja vee kasutamise efektiivsus

Kartulitaime netofotosünteesi (A_n) keskmine kiirus oli kõige suurem mahedas viljelusviisis Mahe VK+VS, mis erines usutavalt N0-st, olles 76% kõrgem (joonis 1a). Võrreldes maheda kontrollvariandiga (Mahe 0) oli viljelusviisi Mahe VK+VS näitaja 43% suurem, kus fotosünteesi kiiruseks oli $22,0 \pm 0,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Tavaviljeluses oli kõrgeima fotosünteesiga, $16,7 \pm 0,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, N150, kuid tulemus ei erinenud statistiliselt olulisel määral teistest variantidest.

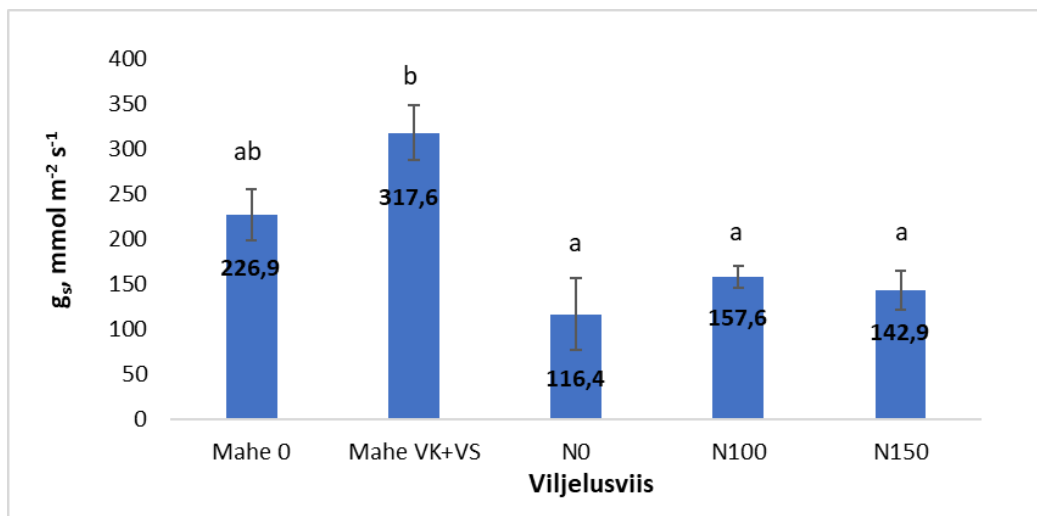
Õhulõhede keskmine juhtivus (g_s) oli sarnaselt fotosünteesi kiirusele samuti kõigi katsevariantide tulemusena suurim mahevariandis Mahe VK+VS, olles $317,6 \pm 30,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ning väikseim tavaviljeluse kontrollvariandis N0, $116,4 \pm 39,8 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (joonis 1b). Mahe VK+VS õhulõhede juhtivus erines kõigist tavaviljeluse variantidest statistiliselt olulisel määral. Suurim õhulõhede juhtivus tavaviljeluses oli N100-l, olles $157,6 \pm 12,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, kuid tulemus ei erine statistiliselt usutavalt teistest tavaviljeluse variantidest.

Fotosünteesiline vee kasutamise efektiivsus on usutavalt erinev tööstluste Mahe 0 ja N150 vahel, olles vastavalt $66,4 \pm 7,3$ ja $120,8 \pm 14,4 \mu\text{mol/mol}$ (joonis 1c). Ehk variandis Mahe 0 oli väikseim vee kasutamise efektiivsus ning N150-l suurim. Sellele järgnevad N0 vastavalt $115,3 \pm 12,6 \mu\text{mol/mol}$, N100 $89,7 \pm 13,1 \mu\text{mol/mol}$ ja Mahe VK+VS $70,6 \pm 7,6 \mu\text{mol/mol}$.

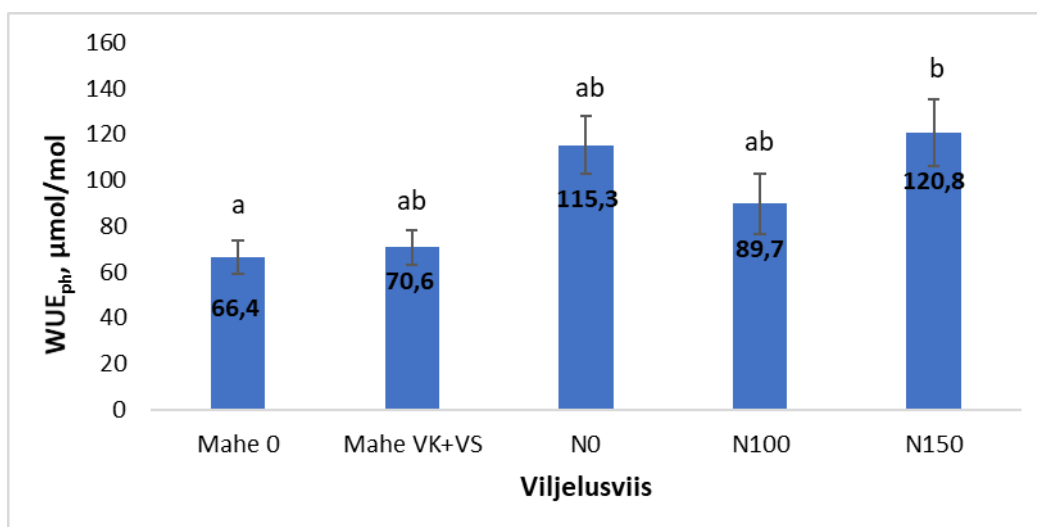
a)



b)



c)



Joonis 1. a) Netofotosünteesi (A_n , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) keskmine kiirus kartuli viljelusviisides b) Õhulõhede keskmine juhtivus (g_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) kartuli viljelusviisides c) Keskmine vee kasutamise efektiivsus (WUE_{ph} , $\mu\text{mol/mol}$) kartuli viljelusviisides. Statistiliselt usutavad erinevused ($p < 0,05$) joonistel on märgitud erinevate tähtedega (Tukey HSD test). Vearibad joonistel tähistavad standardviga.

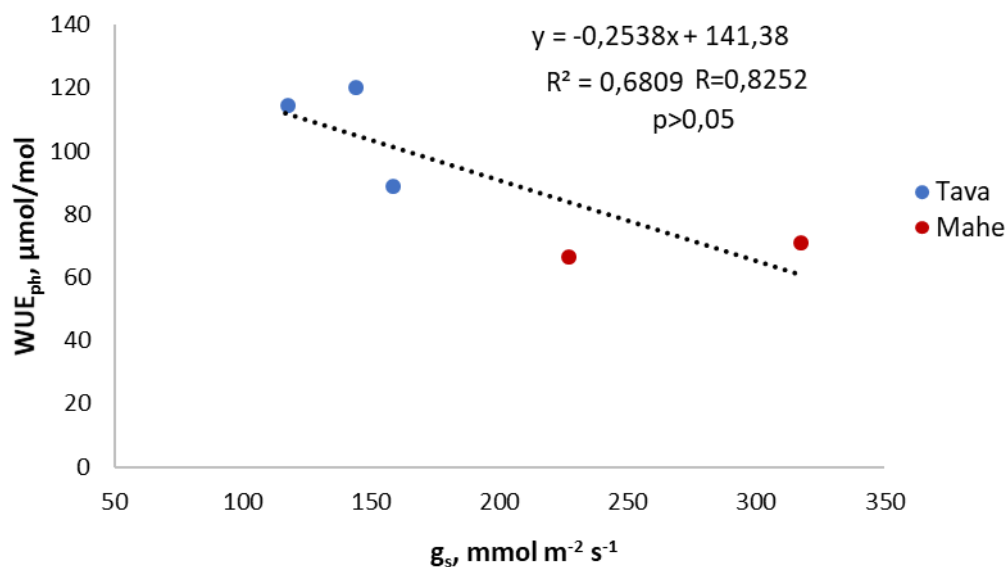
Lehe fotosüntees sõltub mitmetest füsioloogilistest ja biokeemilistest protsessidest, nagu õhulõhede juhtivus, rakkudevaheline CO_2 kontsentratsioon ning süsinikku fikseerivate ensüümide aktiivsus. Lämmastiku puudus taimes vähendab ensüüm RuBisCO aktiivsust või selle hulka (Zhao jt 2005). Oluliseks fotosünteesi mõjutavaks teguriks on ka mesofüllü juhtivus. Fotosünteesiliste produktide tootmine toimub mesofüllü rakkudes. Mesofüllü

juhtivust mõjutavad omakorda anatoomilised omadused, nagu rakuseinte paksus ja kloroplastide jaotus. (Flexas jt 2012) Suurem mesofüllilise juhtivus võib suurendada ka põllukultuuride saagikust ning vee kasutamise efektiivsust (Barbour, Kaiser 2016). Õhulõhede juhtivust mõjutab õhulõhede tihedus lehel ning nende suurus (Franks jt 2015). Mida tihedamalt ning mida suuremad on õhulõhed, seda suurem on ka õhulõhede juhtivus (Fanourakis jt 2015). Seega võib antud töös maheviljeluse suurem fotosüntees ja õhulõhede juhtivus seisneda anatoomilistes iseärasustes.

Liu jt (2006) leidsid kartuli põldkatses Taanis, kus oli olemas niisutussüsteem ja väetusfooniks N 150 kg/ha ning taime ümbritsev CO₂ kontsentratsioon 380 µl l⁻¹, et kõrgeimaks kartulitaime fotosünteesi kiiruseks keskpäeval oli 23 µmol m⁻² s⁻¹. Ligilähedase tulemuse andis antud töös Mahe VK+VS. Õhulõhede juhtivus oli Taani katses aga väiksem, suurimaks tulemuseks saadi keskpäeval 120 mmol m⁻² s⁻¹ ning fotosünteesilise vee kasutamise efektiivsuseks 270 µmol/mol. Suurt vee kasutamise efektiivsust põhjendab asjaolu, et keskpäeval õhulõhede avatus väheneb, et hoida kokku vett ning vähendada transpiratsiooni. Liu katses tuli välja selge tendents, kus vee kasutamise efektiivsus tõusis koos väheneva õhulõhede juhtivusega. (Liu jt 2006)

Vee kasutamise efektiivsusel mängib olulist rolli taime veega varustatus (Liu jt 2006). Kõrge vee kasutamise efektiivsus võib tähendada veestressi. Veepuuduses olev taim hakkab ressursse kokku hoidma ning sellest lähtuvalt vähendatakse õhulõhede juhtivust. Sellisel juhul on ka väiksem fotosüntees kuna õhulõhed on suletunud ja CO₂ sissevool läbi õhulõhede on takistatud. Veestressis olev taim panustab eelkõige vee kui ressursi optimeerimisele ning fotosünteesi kõrgema vee kasutamise efektiivsusega ei tõuse. (Flexas jt 2010) Vee kasutamise efektiivsus võib aga suurenedagi, kui fotosünteesi kiirus püsib kõrgel tasemel paralleelselt õhulõhede juhtivuse vähenemisega (Jones 1992). Antud töös on suur fotosünteesiline vee kasutamise efektiivsus ning väikesed fotosünteesi ja õhulõhede juhtivuse näitajad N0-l ning samuti variantidel N150 ja N100. Seega võib see viidata sellele, et tavaviljeluse variandid on veestressis ning selliselt reguleerides õhulõhede juhtivust üritatakse ressursse hoida. Ka käesoleva töö jaoks gaasivahetust mõõtes, tuli tavaviljeluse taimi pidevalt ja rohkem kasta kui maheviljeluse taimi. Veepuudus võis tuleneda kesisemast mulla struktuurist või sellest, et tavaviljeluses oli ka tunduvalt suurem biomass, mis vajabki füsioloogiliseks funktsioneerimiseks tunduvalt rohkem vett.

Vee kasutamise efektiivsuse ja transpiratsiooni vahel on leitud negatiivne seos (Qiu jt 2008). Antud töös õhulõhede juhtivuse ja vee kasutamise efektiivsuse vahel statistiliselt olulist seost ei leitud ($p>0,05$) (joonis 2).



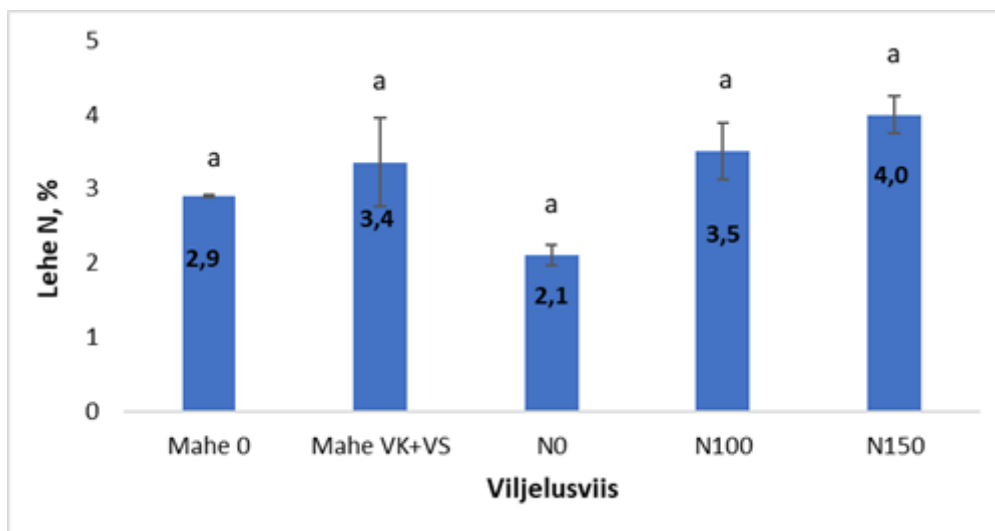
Joonis 2. Fotosünteesilise vee kasutamise efektiivsuse (WUE_{ph} , $\mu\text{mol/mol}$) ja õhulõhede juhtivuse (g_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) vaheline lineaarne regressioon.

Samas on jooniselt 2 näha, et selline tendents on siiski tavaviljeluse variantide puhul enamasti olemas, kuid maheviljeluses see nii ei ole ning seetõttu ei ole seos ka kõikide töötluste põhiliselt statistiliselt oluline. Suurema õhulõhede juhtivusega variant on maheviljeluses ka veidi suurema vee kasutamise efektiivsusega. Kui fotosüntees on püsivalt kõrge või õhulõhede juhtivusega tõusev, siis see vee kasutamise efektiivsuse vähenemisele mõju ei avalda või mõju ei ole märkimisväärselt suur.

Lämmastiku lisamine on märkimisväärselt suurendanud vee kasutamise efektiivsust, kui selle suhtes on olnud defitsiit (Shangguan jt 2000). Wangi jt (2013) läbi viidud katses Hiinas talinisuga leiti positiivne seos vee kasutamise efektiivsuse ja suureneva lämmastiku koguse vahel, kuid seda teatud piirini, pärast optimaalset annust hakkas näitaja langema. Antud töös oli suurim vee kasutamise efektiivsus variandil N150 ehk väetatud lämmastikuga 150 kg/ha. Samas oli N0 suurem N100-st 29% ning kõigest 4,8% väiksem N150-st, mistõttu käesolevas töös sellist tendentsi ei ole. Tavaviljeluses on vee kasutamise efektiivsust suurendanud eelkõige väike õhulõhede juhtivus.

3.2. Lehe üldlämmastikuisaldus ja lehe kuivaine kaal ühiku kohta

Kartuli lehe keskmine üldlämmastikuisaldus oli suurim tavaviljeluse variandil N150, olles $4,0 \pm 0,04\%$ (joonis 3). Samas ei erine N150 teistest töötlustest statistiliselt olulisel määral. Lämmastikuisaldus ei erine ka üleüldiselt viljelusviisiti statistiliselt usutavalt. Lehtede lämmastikuisaldus varieerus vahemikus 2,1- 4,0%, olles väiksem viljelusviisis N0 ehk $2,1 \pm 0,1\%$.



Joonis 3. Kartuli lehe keskmine üldlämmastikuisaldus (N, %) erinevates viljelusviisides. Statistiliselt usutavad erinevused ($p < 0,05$) joonisel on märgitud erinevate tähtedega (Tukey HSD test). Vearibad joonisel tähistavad standardviga.

Da-Wei jt (2014) katses olid kartuli erinevate taimeorganite lämmastikuisaldus oluliselt mõjutatud lämmastiku töötlustest. Samas tõdeti, et kõige kõrgemal lämmastiku väetusfoonil oli kõige väiksem agronoomiline lämmastiku kasutamise efektiivsus kuna suuremal väetusfoonil on ka suuremad lämmastikukaod. Lämmastiku kasutamise efektiivsus sõltub sellest, milline on taimepoolne lämmastiku kasutuselevõtt, selle sünteesimine ning ümberpaigutamine (Musyoka jt 2017). Taimedele kõige paremini kättesaadavad lämmastikuvormid mullast on nitraadid (NO_3^-) ja ammoonium (NH_4^+). On leitud, et taimedel on ka vormi eelistatavus. Näiteks Kanada kuusk (*Picea glauca*) eelistab NH_4^+ tarbimist NO_3^- -le (Wirén 1997). Samuti leiti ka maisi puhul, et olukorras, kus on saadaval nii NH_4^+ kui ka NO_3^- , võetakse lämmastiku puuduse korral eelistatavalt üles NH_4^+ (Xu jt 1992).

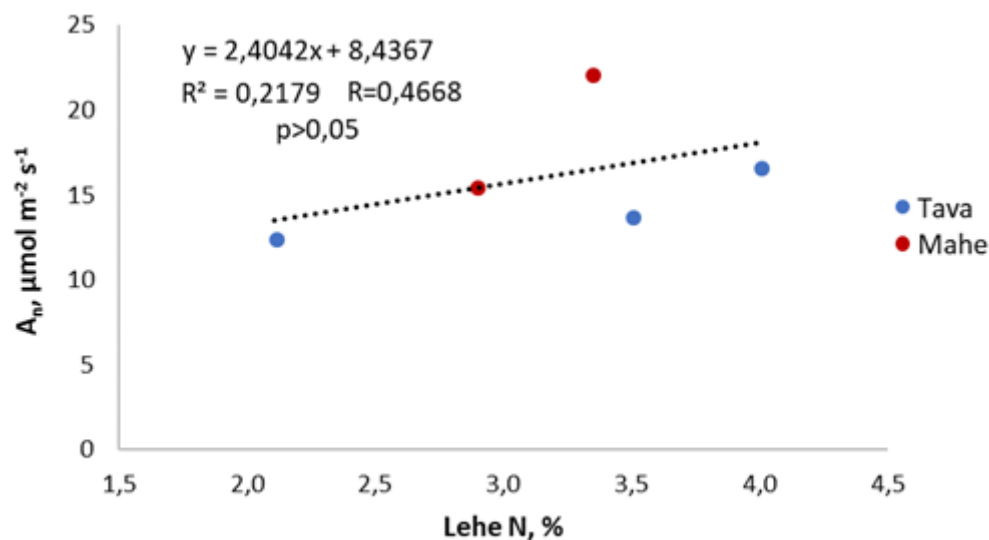
Lämmastiku jaotumine taimes ning selle suunamine erinevatesse protsessidesse sõltub väga paljudest faktoritest, erinevad väliskeskkonna tingimused (niiskus, temperatuur, valgus jne)

mõjuvad taime füsioloogiale ning selleks, et tulla toime muutuvate keskkonnatingimustega paigutatakse ka ressursse ümber. Lehele kasutada olev lämmastik võib salvestuda erinevatesse taime osadesse. Lämmastiku kasutamise strateegiad võivad olla viljelusviisiti väga erinevad ning ei pruugi avalduda lehte salvestunud lämmastiku hulgas. Lämmastik on oluliseks koostisosaks ka taime poolt emiteeritavates biogeensetes lenduvates ühendites, mille kogused suurenevad abiootilise ja biootilise stressi tingimustes (Holopainen 2004).

Jooniselt 3 selgus, et viljelusviiside Mahe VK+VS ja N100 vaheline lämmastikuisaldus erines vaid 0,1%. Antud variandid said väetamisega ka ligilähedaselt sama koguse lämmastikku. Maheviljeluses on oluline roll vahekultuuridel. Vahekultuurid aitavad säilitada mullaviljakust, suurendavad vee läbilaskvusvõimet ning vähendatakse toitainete leostumist (Tein 2014). Lisaks sellele, et vahekultuurid vähendavad umbrohtumust, rikastatakse mulda orgaanilise ainega ning soodustatakse mikroorganismide elutegevust, kellel on oluline roll toitainete ringluses (Lauringson, Talgre 2014).

Madalam lämmastikuisaldus maheviljeluses erinevalt tavaviljelusest võib tuleneda sellest, et orgaaniliste väetiste mineralisatsioon on aeglane ning on küllaltki keeruline tagada taime nõudlusele täpselt vastav lämmastikunorm (Berry jt 2002; Mikkelsen, Hartz 2008; Alaru jt 2014). Mineraalväetiste puhul on lihtsam taime lämmastikuvajadust reguleerida ning anorgaanilise väetise toime on kiirem.

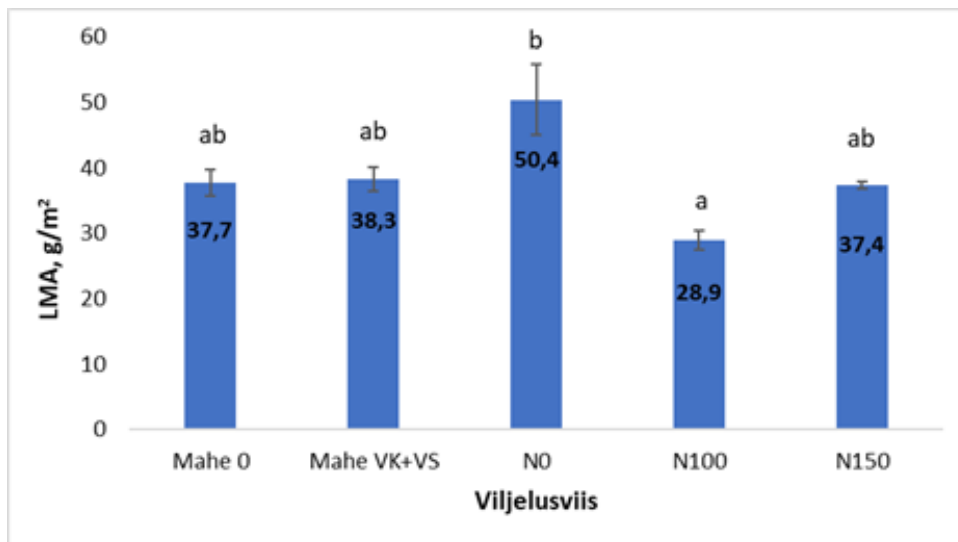
Antud töös ei leitud fotosünteesi ja lehe lämmastikuisalduse vahel olulist seost ($p > 0,05$) (joonis 4). Lehe lämmastikuisalduse ja fotosünteesi omavaheline seos võib väheneda juhul, kui lämmastikku kasutatakse eelkõige kaitseühendite tootmiseks, mida põhjustavad erinevad stressifaktorid (Peschiutta jt 2018). On leitud, et optimaalsetes niiskustingimustes on fotosüntees positiivses korrelatsioonis lehe lämmastikuisaldusega (Evans 1989). Põua tingimustes ei ole lehe lämmastikuisaldus ja fotosüntees positiivses seoses olnud kuna põua tingimustes väheneb ka õhulõhede juhtivus, mis võib piirata fotosünteesi (Topbjerg jt 2014). Nagu eelnevate gaasivahetuse andmete põhjal antud töös järeldati, võib N0 puhul tegemist olla ressursside puudusega, nii vee kui ka lämmastiku defitsiidiga. Teiste tavaviljeluse variantide puhul veestressiga.



Joonis 4. Fotosünteesi (A_n , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ja lehe üldlämmastiksisalduse (N, %) vaheline lineaarne seos.

Erinevad viljelusviisid võisid lämmastikku kasutada erinevalt. Näiteks võidi lisaks fotosünteesilistele kudede paigutada lämmastikku struktuursetesse valkudesse ja süsivesikutesse. Selleks, et ressursse optimeerida ja vastupidavust suurendada, suunavad taimed rohkem lämmastikku rakuseinte moodustamisse ehk struktuursetesse protsessidesse ning seetõttu vähem fotosünteesi aparati (Onoda jt 2004). Lisaks võivad taimed herbivooria korral suunata ressursse rohkem juurtesse ja vartesse kui lehtedesse (Vanderklein, Reich 1999). Sellist toimingut nimetatakse indutseeritud ressursside sekvesteerimiseks, mis võib herbivoori kahjustusi vähendada (Orians jt 2011).

Nii nagu mõjutavad erinevad stressifaktorid erinevaid füsioloogilisi näitajaid, mõjutavad need ka LMA-d. LMA oli suurim, $50,4 \pm 5,4 \text{ g/m}^2$, viljelusviisis N0 (joonis 5). N0 erines statistiliselt olulisel määral N100-st, kus LMA oli väikseim, $28,9 \pm 1,5 \text{ g/m}^2$. Väga sarnase LMA-ga olid variandid Mahe 0, Mahe VK+VS ja N150, kus LMA jäi vahemikku 37,4-38,3 g/m^2 . Pidev stress, näiteks herbivooria kujul, võib suurendada LMA-d kuna selleks, et kaitsta lehte, hakatakse tootma rohkem struktuurseid süsivesikuid nagu lahustunud fenoolid, valgud, ligniin ja lipiidid (Onoda jt 2004). Toitainete vaeguse korral, nagu antud töös N0 puhul, võib küll taime lehepind väiksem olla, kuid võidakse jällegi investeerida lehe paksusesse, et säilitada vajalikke funktsioone pindalaühiku kohta, nagu näiteks fotosünteesivõime.



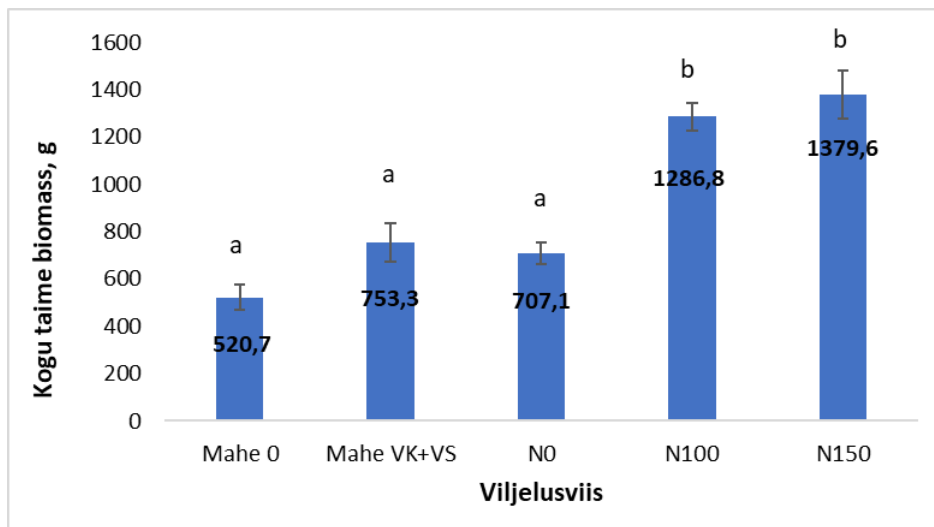
Joonis 5. Keskmine kartuli lehe kuivaine kaal ühiku kohta (LMA, g/m²) erinevates viljelusviisides. Statistiliselt usutavad erinevused ($p < 0,05$) joonisel on märgitud erinevate tähtedega (Tukey HSD test). Vearibad joonisel tähistavad standardviga.

Nagu Poorter'i jt (2009) töös välja tuli, siis ka käesolevas töös suurenes N0 puhul LMA koos väheneva vee tasemega. Viljelusviisis N0 oli suur fotosünteesiline vee kasutamise efektiivsus, mis võib viidata veepuudusele. Selleks, et tulla toime stressiga on ressursse kasutatud oluliselt paksemate rakuseinte moodustamiseks. Paksem rakusein vähendab aga mesofüllü juhtivust ning fotosünteesi (Flexas jt 2012). Mida tihedam ja paksem on struktuurne kude, seda raskendatum on CO₂ sissevool ning võtab kauem aega. Antud töös tuli N0 puhul ka kõige väiksem fotosüntees.

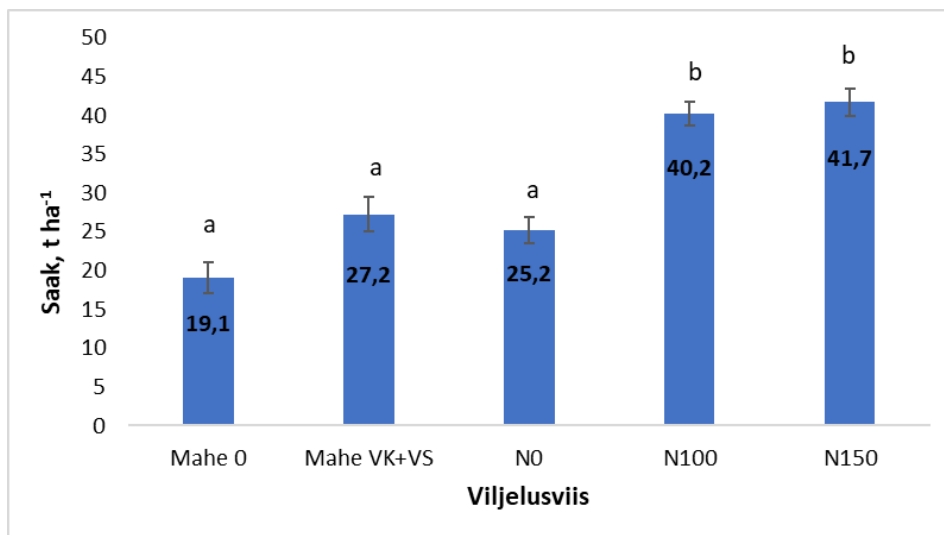
3.3. Biomass ja saak

Kõige suurem biomass oli tavaviljeluse variantides N100 ja N150, kus keskmine biomass on vastavalt $1286,8 \pm 59,2$ g ning $1379,6 \pm 101,0$ g (joonis 6a). N100 ja N150 on usutavalt erinevad maheviljeluse variantidest ning N0 tööst. Variandi Mahe VK+VS keskmine biomass on $753,3 \pm 83,0$ g, millele järgneb N0 biomassiga $701,1 \pm 46,3$ g ning väikseima biomassiga on Mahe 0 – $520,7 \pm 53,0$ g. Tavaviljeluses andis kõige suurema saagi N150, mis erines variandiga N100 statistiliselt usutavalt teistest variantidest (joonis 6b). N150 saak oli 65% suurem N0-st. Maheviljeluse variandi Mahe VK+VS keskmine saak oli Mahe 0-st suurem 42%.

a)



b)



Joonis 6. a) Kartulitaimede keskmine biomass (g) vastavalt viljelusviisile b) Kartuli keskmine saak (t ha^{-1}) erinevates viljelusviisides. Statistiliselt usutavad erinevused ($p < 0,05$) joonistel on märgitud erinevate tähtedega (Tukey HSD test). Vearibad joonistel tähistavad standardviga.

Ka Da-Wei jt (2014) töös tuli selgelt välja lämmastiku mõju kartulisaagile. Väetusfoonil N 300 kg/ha oli saak 54% suurem võrreldes väetamata N 0 kg/ha töötusega ning N 150 kg/ha puhul tõusis saaks võrreldes kontrollvariandiga 30,5%.

Tavaviljeluses on saagi ja biomassi moodustamisel eeliseks maheviljeluse ees sünteetiline taimekaitse, tavaviljeluses teostati kartuli-lehemädaniku tõrjet. Erinevad kartulihaigused mõjuvad taimetele biootilise stressina, mis võib negatiivselt mõjuda füsioloogilistele

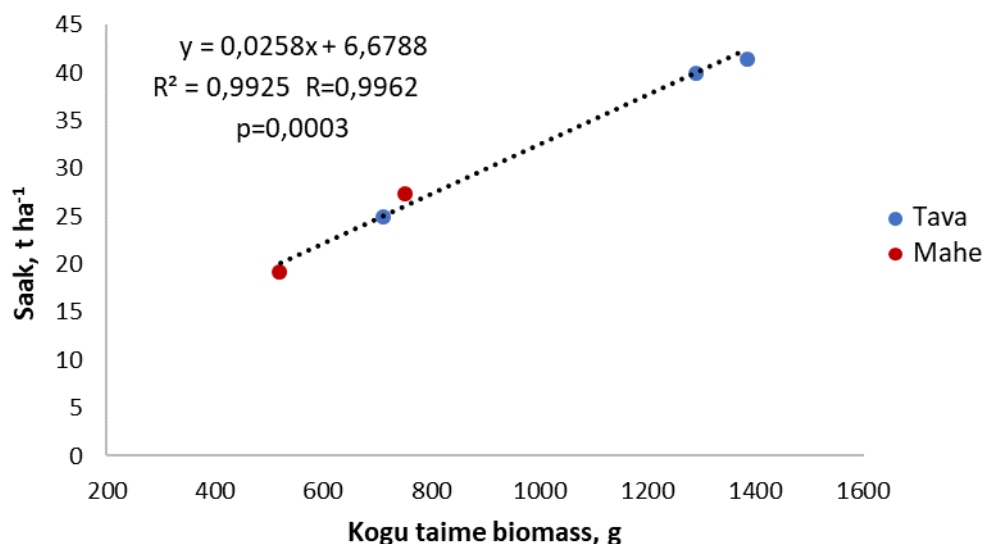
protsessidele ning see omakorda biomassi moodustamisele. Kuna 2017. aastal olid kartulitaimed nakatunud kartuli-lehemädanikuga, siis see võis omada biomassile ja saagile negatiivset mõju.

Biomassi limiteerivad faktorid on ka vesi ja madal vee kasutamise efektiivsus ning sellega otseselt seotud madal valguse ning toitainete kasutamise efektiivsus. Parem vee kasutamise efektiivsus võimaldab paremini lämmastikku ainevahetusse viia. Mugulate mass sõltub lehtede ja varte kasvust, arengust ja nende protsesside kiirusest. Lisaks ka assimilaatide moodustumisest ja jagunemisest taime organite vahel ning sellest, millal hävivad taime lehed ja varred. (Jõudu 2002a) Vähesel lämmastiku korral on väiksem ka valguse neeldumine. Lämmastiku puudus võib vähendada klorofüllil ja karotenoidide sisaldust, mis on valgust neelavad pigmendid ning seetõttu väheneb ka CO₂ sidumine. Lämmastiku puuduse korral võivad taimed reageerida sellele lehe pindala vähendamisega. (Pompelli jt 2010)

Fischer jt (2011) leidsid oma uurimuses hübriidpapliga (*Populus nigra* x *P. maximowiczii*) statistiliselt olulise positiivse seose vee kasutamise efektiivsuse ja biomassi kasvu vahel. Ehk suurema vee kasutamise efektiivsuse korral oli suurem ka biomass. Antud töös oli suurim fotosünteesiline vee kasutamise efektiivsus variandil N150, kus oli ka suurim biomass ja saak.

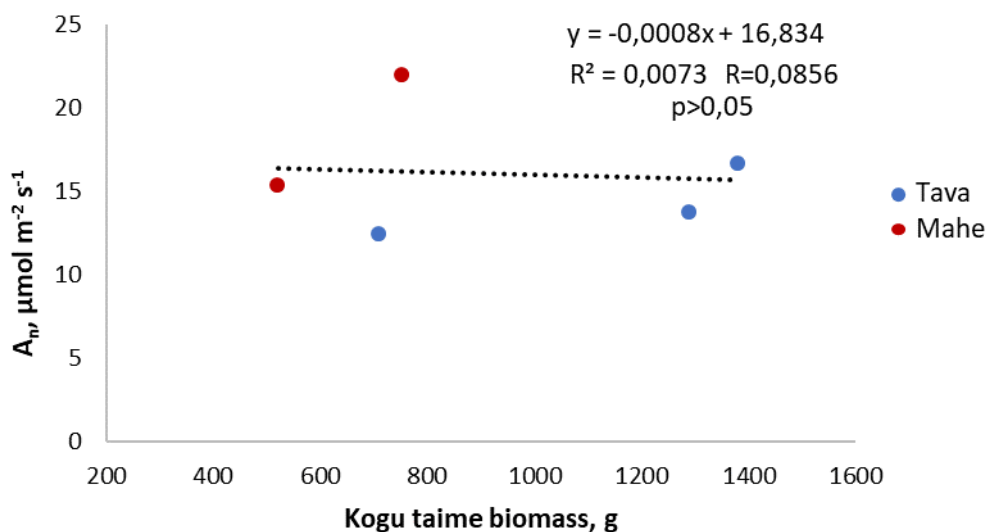
Tavaviljeluses oli küll väiksem fotosüntees kui maheviljeluses, kuid biomassi ehk fotosünteesivat pinda (lehed) oli variantides N100 ja N150 tunduvalt rohkem, mis võib kompenseerida selle, et fotosünteesi kiirus oli neis väiksem ning avalduda tänu suuremale biomassile ka suuremas saagis.

Biomassi abil kogutakse ressursse, mis suunatakse edasi saagi moodustamisse. Mida suurem on taime lehestik, seda suurem on ka fotosünteesiv pind, mis võimaldab rohkemalt koguda CO₂-te. Seega oleneb otseselt biomassist saak. Antud töös leiti väga tugev positiivne seos biomassi ja saagi vahel ($R=0,9925$; $p=0,0003$) (joonis 7).



Joonis 7. Kartuli saagi (t ha^{-1}) ja kogu taime biomassi (g) vaheline lineaarne regressioon.

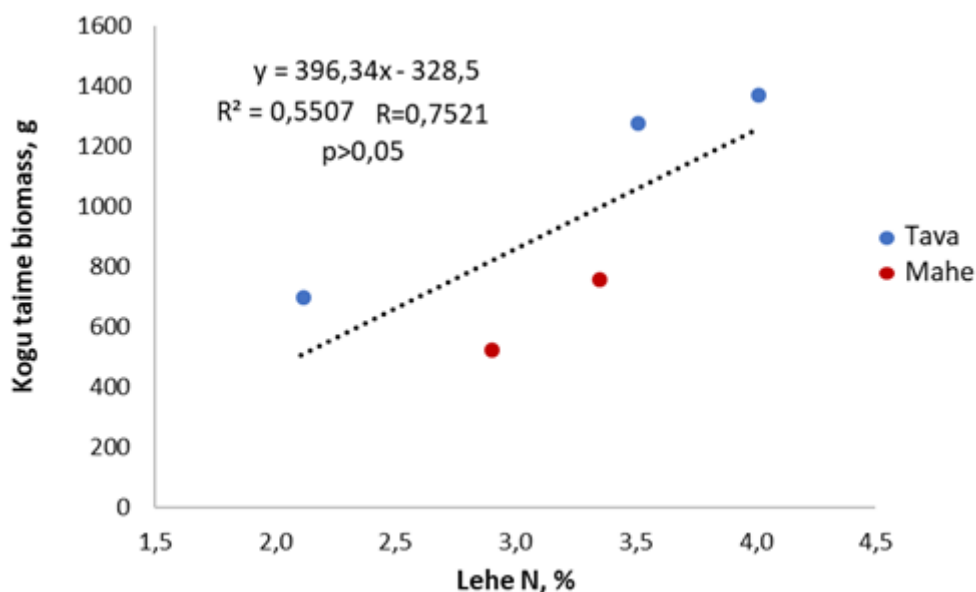
Fotosünteesi (A_n) ja kogu taime biomassi vahel ei olnud statistiliselt olulist seost ($p > 0,05$) (joonis 8).



Joonis 8. Kartuli fotosünteesi kiiruse (A_n , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ja biomassi (g) vaheline lineaarne regressioon.

Nagu eelnevatest joonistest välja tuli, olid biomassi näitajad suurimad tavaviljeluses, kuid fotosünteesi näitajad kõrgeimad maheviljeluses.

Samuti ei tulnud statistiliselt olulist seost kogu taime biomassi ja lehe lämmastiksisalduse vahel ($p > 0,05$) (joonis 9).



Joonis 9. Kartuli kogu taime biomassi (g) ja lehe üldlämmastiksisalduse (N, %) vaheline lineaarne regressioon.

Maheviljeluses Mahe VK+VS oli küll ligilähedane lehe lämmastiksisaldus variandile N100, kuid biomass jäi mahedas tunduvalt väiksemaks. Mistõttu võib eeldada, et maheviljeluses suunati lämmastikku rohkem kaitsvatesse protsessidesse.

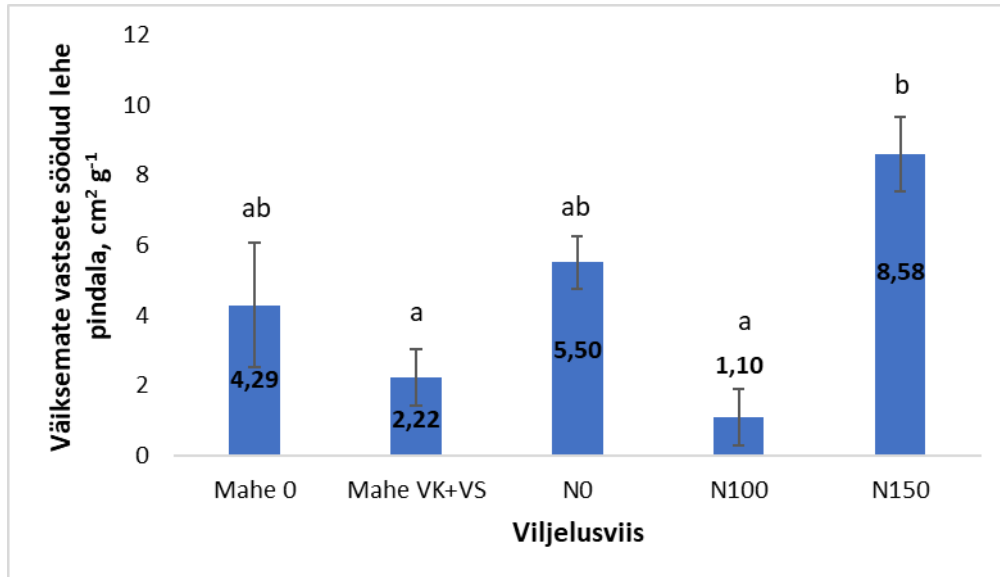
3.4. Herbivooria

Katse tulemusena, kus kartulimardika vastsed said süüa kartuli lehte üks tund, leiti erinevusi väiksemate ja suuremate vastsete variantide söödud lehe pindala suurusel. Väiksemad vastsed, suurusel 0,02-0,09 g, söid kõige rohkem töötlust N150, mis oli enim lämmastikuga väetatud variant (joonis 10a). Suuremad vastsed, suurusel 0,11-0,15 g, söid tunni aja jooksul kõige rohkem töötlust Mahe VK+VS ehk $2,60 \pm 0,94 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, mis ei olnud aga usutavalt erinev teistest variantidest (joonis 10b).

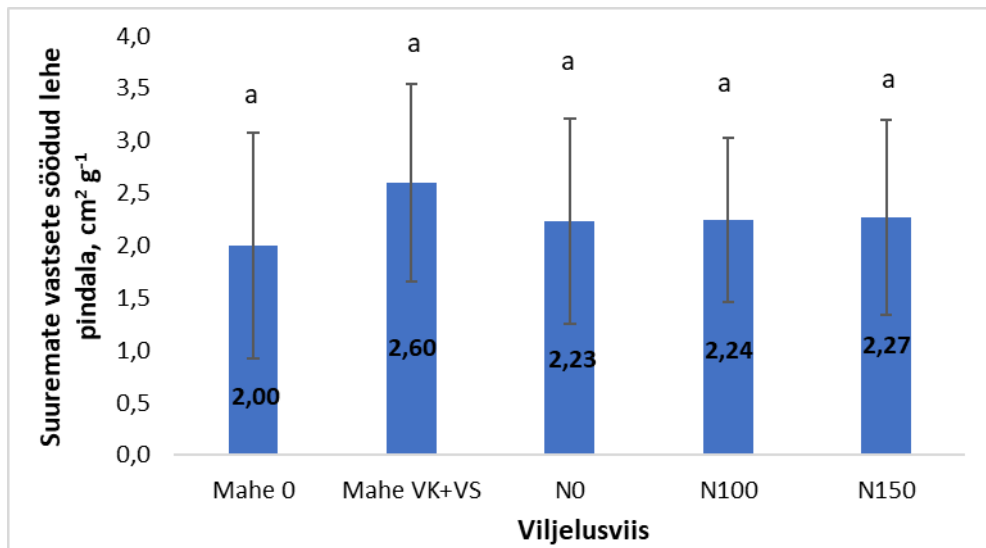
Väiksemad vastsed söid suurima tulemusena variandis N150 ära $8,58 \pm 1,06 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ning N150 erines usutavalt töötlustest Mahe VK+VS ja N100, mida söödi vastavalt $2,22 \pm 0,80 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ja $1,10 \pm 0,81 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$. Suuremate vastsete puhul oli söödud lehe pindala variantide vahel vägagi sarnane, varieerudes kõigest 2,00-2,60 $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$ vahel. Üldisest tendentsist selgub, et väiksemas suurusel vastsed söid rohkem kui suuremad. Väiksemate vastsete puhul

ulatus söödud lehe pindala $8,58 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, aga suuremate vastsete puhul oli suurim söödud pindala $2,60 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$.

a)



b)



Joonis 10. a) Kartulimardika väiksemate vastsete poolt söödud kartuli lehe keskmine pindala grammi kohta ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$) vastavalt viljelusviisile. b) Kartulimardika suuremate vastsete poolt söödud kartuli lehe keskmine pindala grammi kohta ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$) vastavalt viljelusviisile. Statistiliselt usutavad erinevused ($p < 0,05$) joonistel on märgitud erinevate tähtedega (Tukey HSD test). Vearibad joonistel tähistavad standardviga.

Kartulimardikas sööb vastse staadiumis ära ligikaudu 40 cm² kartuli lehestikust (Ferro jt 1985; Logan jt 1985). Valmikud võivad päeva jooksul lehestikust ära süüa kuni 12 cm² (Kennedy 2009). Vastse staadiumi eesmärgiks on võimalikult palju süüa, et areneda ja kasvada ning jõuda järgmisesse arengujärku. Antud katsest selgus, et mida väiksemad olid vastsed, seda intensiivsemalt nad kartuli lehte sõid. Ka katse vaatluse käigus oli näha, et suuremad vastsed olid passiivsemad kui väiksemas suuruses vastsed. Suuremate vastsete puhul juhtus ka rohkem, et vastne liikus lehelt ära ning tuli uuesti tagasi lehele suunata. Üldiselt olid tunni aja jooksul söödud lehe pindalad silmnähtavad (pilt 1).



Pilt 1. Kartulimardika vastne toitumas kartulilehel (Foto: Eleri Dubolazov)

Herbivooridest putukad vajavad orgaanilist lämmastikku, näiteks aminohappeid (Gullan, Cranston 2014). Aminohapped sünteesitakse aga anorgaanilisest lämmastikust, ammoniumist (NH₄⁺). Herbivooria katse tulemusena ei saa väita, et vastsed eelistaksid või toituksid paremini lämmastikuga rohkemalt väetatud variantidest kuna väiksemate vastsete puhul oli küll kõige rohkem söödud varianti N150, kuid samas söödi kontrollvariante rohkem kui varianti N100. On teada, et taimede poolt toodetud herbivooriaavastased kaitseühendid on tõrjuva ja peletava toimega herbivoorile (Ballaré 2009).

Ühendite toimemehhanisme on erinevaid. Näiteks pärsitakse herbivoori toitainete transporti, ainevahetust ning erinevaid füsioloogilisi protsesse, nagu hormonaalse talitluse häirimine (Mithöfer, Boland 2012). Taimed võivad kaitseühendite abil vähendada herbivooride arvukust kuni 90% (Kessler, Baldwin 2001). See aga sõltub sellest, kui optimaalsed on taime elutingimused ning sellest tulenevalt ka kaitsevõime tugevus. Kuna lämmastik on taime poolt toodetavate kaitseühendite üks koostisosadest, siis suurema lämmastiku kogusega väetatud taim võib toota ka rohkem lämmastiku baasil kaitseühendeid. Gouinguene ja

Turlings (2002) leidsid oma töös, et toitainetevaeses mullas kasvanud maisitaimed toodavad kahjuri rünnaku korral vähem biogeenseid lenduvaid ühendeid, kui taimed, mida on väetatud. Seetõttu võib ka antud katses tulemusi mõjutada just taimede poolt toodetavad kaitseühendid, mis võivad viljelusviisiti varieeruda nii kogustes kui ka ühendites endites.

Herbivoori rünnaku tõttu võib taimedes käivituda erinevad füsioloogilised protsessid, mis põhjustavad lehtedes kui ka kogu taimes funktsionaalseid muutusi. Peschiutta jt (2018) katses tuli välja, et magusad kirsipuud (*Prunus avium* L.) reageerisid herbivooriale lämmastikusisalduse massi kohta (N_{mass} - *Nitrogen Content per Mass*), fotosünteesi massi kohta (A_{mass} - *Net Photosynthesis per Mass*) ja fotosünteesilise lämmastiku kasutamise efektiivsuse (PNUE - *Photosynthetic Nitrogen Use Efficiency*) vähendamisega ning LMA ja fenoolide suurendamisega kahjustatud lehtedes (Peschiutta jt 2018). Seega, herbivoori rünnaku korral suunab taim enamiku lämmastikust kaitseühendite moodustamiseks ning seetõttu panustatakse vähem fotosünteesilistesse protsessidesse, mis põhjustab ka nende languse.

KOKKUVÕTE

Käesoleva magistritöö eesmärgiks oli välja selgitada, kuidas varieeruvad kartulitaimede füsioloogilised näitajad mahe- ja tavaviljeluses. Sellest tulenevalt seati töö hüpoteesiks, et tavaviljeluses on füsioloogilised näitajad suurema arväärtusega kui maheviljeluses kuna tavaviljeluses on lämmastik paremini kättesaadav. Lämmastik on oluliseks koostisosaks taimede füsioloogilistes talitlustes. Lisaks korraldati herbivooria katse, mille eesmärgiks oli saada teada, millisest katsevariandist toituvad kartulimardika vastsed kõige rohkem. Kartulimardikate kahjustus mõjub taimedele kui biotilise stressina, mis tekitab muutusi ka taimede füsioloogilistes protsessides ning on otseseks biomassi vähendajaks.

Töö tulemusena selgus, et hüpotees leidis kinnitust osaliselt. Maheviljeluse kartulitaimedel oli suurem fotosünteesi kiirus (A_n) ja õhulõhede juhtivus (g_s) kui tavaviljeluses. Tavaviljeluses oli maheviljeluse katsevariantidest suurem fotosünteesiline vee kasutamise efektiivsus (WUE_{ph}). Õhulõhede juhtivus on määrava tähtsusega, et kõrge fotosünteesi juures vee kasutamise efektiivsus ei väheneks. Suur vee kasutamise efektiivsus, väike fotosüntees ja õhulõhede juhtivus tavaviljeluses võivad aga viidata taimede vee puudusele ehk veestressile. See avaldus ka variandi N0 puhul suures LMA-s, kus toitainete ja vee defitsiidi tõttu on taim kaitsereaktsioonina optimeerimaks elutegevust suurendanud struktuurseid omadusi. Samas võivad aga paksemad rakuseinad negatiivselt mõjutada mesofüllide juhtivust ja fotosünteesi.

Suurima saagi ja biomassiga oli tavaviljeluse variant N150, vastavalt 41,7 t ha⁻¹ ja 1379,6 g. Samas ei erinenud N150 statistiliselt olulisel määral variandist N100. N150 ja N100 erinesid statistiliselt usutavalt maheviljeluse variantidest ja N0-st. Töös ei leitud fotosünteesi ja biomassi vahel statistiliselt olulist seost. Seal, kus oli suurim fotosüntees, oli väiksem biomass. Biogeensete lenduvate ühendite emissioon on tugevalt seotud fotosünteesiga ning taimed võivad süsinikku ja lämmastikku investeerida tulenevalt stressitingimustest rohkem kaitseühenditesse kui biomassi suurendamiseks.

Herbivooria katse tulemusena selgus, et väiksemas suuruses vastsete (0,02-0,09 g) söödud lehe pindala oli suurem, kui suuremate vastsete puhul (0,11-0,15 g). Väiksemad vastsed söid kõige rohkem varianti N150, kuid samas söödi kontrollvariante rohkem kui töötusi N100 ja Mahe VK+VS, mistõttu ei saa järeldada, et toitumiseks eelistati enim lämmastikuga väetatud

lehti. Suuremate vastsete söödud lehe pindala puhul ei leitud viljelusviiside vahel statistiliselt usutavaid erinevusi.

Kuna antud teema on uus ja uurimata, siis selleks, et saada kogu selgust füsioloogilisest funktsioneerimisest erinevates viljelusviisides, on vaja teha mitmeid täiendavaid uurimusi. Fotosünteesi ja õhulõhede juhtivust mõjutab mesofüll ja mesofüllü juhtivus ning õhulõhede suurus, tihedus lehel. LMA-d mõjutavad faktorid on lehe paksus ja tihedus. Seetõttu on oluline välja selgitada viljelusviisiti erineda võivad anatoomilised iseärasused. Samuti on oluline teada saada, millised erinevused on viljelusviisiti emiteeritavates biogeensetes lenduvates ühendites ning nende kogustes. Biogeensed lenduvad ühendid võivad mõjutada fotosünteesi, ressursside kasutamise efektiivsust, biomassi moodustumist ning herbivooriat.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Adams, S.S., Stevenson, W.R.** (1990). Water management, disease development, and potato production. - *American Potato Journal*. Vol. 67, pp. 3–11.
- Alaru, M., Talgre, L., Ereemeev, V., Tein, B., Luik, A., Nemvalts, A., Loit, E.** (2014). Crop yield and supply of nitrogen compared in conventional and organic farming systems.- *Agricultural and Food Science*. Vol. 23 (4), pp. 317-326.
- Alyokhin, A.** (2009). Colorado Potato Beetle Management on Potatoes: Current Challenges and Future Prospects. - *Fruit, Vegetable and Cereal Science and Biotechnology*. Vol. 3, pp. 10-19.
- Atkin, O.K., Loveys, B.R., Atkinson, L.J., Pons. T.L.** (2006). Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability. - *Journal of Experimental Botany*. Vol. 57, pp. 267–281.
- Ballaré, C.L.** (2009). Illuminated behaviour: phytochrome as a key regulator of light foraging and plant anti-herbivore defence. – *Plant, Cell & Environment*. Vol. 32 (6), pp. 713-725.
- Barbour, M.M., Kaiser, B.N.** (2016). The response of mesophyll conductance to nitrogen and water availability differs between wheat genotypes.- *Plant Science*. Vol. 251, pp. 119-127.
- Behmer, S.T.** (2009). Insect herbivore nutrient population. - *Annual Review of Entomology*. Vol. 54, pp. 165-187.
- Béné, C., Barange, M., Subasinghe, R., Pinstруп-Andersen, P., Merino, G., Hemre, G.-I., Williams, M.** (2015). Feeding 9 billion by 2050 – Putting fish back on the menu. – *Food Security* (Eds. Quentin Grafton, Carsten Daugbjerg, Ejaz Qureshi). Springer Netherlands. Vol. 7 (2), pp. 261-274.
- Berry, P.M., Sylvester-Bradley, R., Philipps, L, Hatch, D.J., Cuttle, S.P., Rayns, F.W., Gosling, P.** (2002). Is the productivity of organic farms restricted by the supply of available nitrogen? - *Soil Use Manage*. Vol. 18, pp. 248-255.
- Boyer, J.S., Wong, S.C., Farquhar, G.D.** (1997). CO₂ and water vapor exchange across leaf cuticle (epidermis) at various water potentials. - *Plant Physiology*. Vol. 144, pp. 185–191.
- Bryla, P.** (2016). Organic food consumption in Poland: Motives and barriers. – *Appetite*. Vol. 105, pp. 737-746.
- Calzadilla, A., Rehdanz, K., Tol, R.S.J.** (2010). The economic impact of more sustainable water use in agriculture: A computable general equilibrium analysis. - *Journal of Hydrology*. Vol. 384 (3-4), pp. 292-305.
- Crossley, M.S., Schoville, S.D., Haagenson, D.M., Jansky, S.H.** (2018). Plant Resistance to Colorado Potato Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in Diploid F₂ Families Derived From Crosses Between Cultivated and Wild Potato. - *Journal of Economic Entomology*, pp. 1-10.

- Da-wei,H., Zhou-ping, S., Tian-lai1, L., Hong-zhi, Y., Hua, Z.** (2014). Nitrogen Nutrition Index and Its Relationship with N Use Efficiency, Tuber Yield, Radiation Use Efficiency, and Leaf Parameters in Potatoes. - *Journal of Integrative Agriculture*. Vol. 13 (5), pp. 1008-1016.
- Du, S., Bartels, J., Reinders, M., Sen, S.** (2017). Organic consumption behavior: A social identification perspective. - *Food Quality and Preference*. Vol. 62, pp. 190-198.
- Evans, J.R.** (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. – *Oecologia*. Vol. 78 (1), pp. 9-19.
- Fang, X, Li, Y., Nie, J., Wang, C., Huang, K., Zhang, Y(a)., Zhang, Y(b). She, H., Liu, X., Ruan, R., Yuan, X., Yi, Z.** (2018). Effects of nitrogen fertilizer and planting density on the leaf photosynthetic characteristics, agronomic traits and grain yield in common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* M.). - *Field Crops Research*. Vol. 184, pp. 39-49.
- Fanourakis, D., Giday, H., Milla, R., Pieruschka, R., . Kjaer, K.H, Bolger, M., Vasilevski, A., Nunes-Nesi, A., Fiorani, F., Ottosen, C.-O.** (2015). Pore size regulates operating stomatal conductance, while stomatal densities drive the partitioning of conductance between leaf sides. – *Annals of Botany*. Vol. 115 (4), pp. 555-565.
- FAO. (2016). <http://faostat.fao.org/> (13.02.2018)
- Ferro, D.N., Logan, J.A., Voss, R.H., Elkinton, J.S.** (1985). Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) temperature-dependent growth and feeding rates. – *Environmental Entomology*. Vol 14, pp. 343-348.
- FiBL (Research Institute of Organic Agriculture): News. 2017. <http://www.fibl.org/en/service-en/news-archive/news/article/ein-boomender-biosektor-578-millionen-hektar-bioflaeche-biomarkt-waechst-auf-fast-90-milliarden-us.html> (19.02.2018)
- FiBL (Research Institute of Organic Agriculture): News. 2018. <http://www.fibl.org/en/service-en/news-archive/news/article/ein-boomender-biosektor-578-millionen-hektar-bioflaeche-biomarkt-waechst-auf-fast-90-milliarden-us.html> (05.04.2018)
- Fischer, M., Trnka, M., Kučera, J., Fajman, M., Žalud, Z.** (2011). Biomass productivity and water use relation in short rotation poplar coppice (*Populus nigra* x *P. maximowiczii*) in the conditions of Czech Moravian Highlands.- *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*. Vol. 59, pp. 141-152.
- Flexas, J., Barbour, M.M., Brende, O., Cabrera, H.M., Carriquí, M., Díaz-Espejo, A., Douthe, C., Dreyer, E., Ferrio, J.P., Gago, J., Gallé, A., Galmés, J., Kodama, N., Medrano, H., Niinemets, Ü., Peguero-Pina, J.J., Pou, A., Ribas-Carbó, M., Tomás, M., Tosens, T., Warren, C.R.** (2012). Mesophyll diffusion conductance to CO₂: An unappreciated central player in photosynthesis. - *Plant Science*. Vol. 193-194, pp. 70-84.
- Flexas, J., Galmes, J., Galle, A., Gulias, J., Pou, A., Ribas-Carbo M., Tomas, M., Medrano, H.** (2010). Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for

- biotechnological improvement. – *Australian Journal of Grape and Wine Research*. Vol. 16, pp. 106-121.
- Franks, P.J., Doheny-Adams, T.W., Britton-Harper, Z.J., Gray, J.E.** (2015). Increasing water-use efficiency directly through genetic manipulation of stomatal density. – *New Phytologist*. Vol. 207 (1), pp. 188-195.
- Frost, C.J., Appel, H.M., Carlson, J.E., De Moraes, C.M., Mescher, M.C., Schultz, J.C.** (2007). Within-plant signalling via volatiles overcomes vascular constraints on systemic signalling and primes responses against herbivores. – *Ecology Letters*. Vol. 10 (6), pp. 490-498.
- Gouinguene, S.P., Turlings, T.C.J.** (2002). The effects of abiotic factors on induced volatile emissions in corn plants. – *Plant Physiology*, Vol. 129 (3), pp. 1296-1307.
- Gullan, P.J., Cranston, P.S.** (2014). *The insects: An outline of entomology (Fifth Edition)*. Wiley & Sons, Ltd. UK. 624 p.
- Haverkort, A.J., Kooman, P.L.** (1997) The use of system analysis and modeling of growth and development in potato ideotyping under conditions affecting yield. – *Euphytica*. Vol. 94, pp. 191–200.
- Hiisaar, K., Metspalu, L.** (2002). Kartulikasvatus: Kartulikahjurid ja nende tõrje. Koost. J. Jõudu. Tartu: Eesti Põllumajandusülikool. 559 lk.
- Holopainen, J.K.** (2004). Multiple functions of inducible plant volatiles. – *Trends in Plant Science*. Vol. 9 (1), pp. 529-533.
- Howarth, R.W.** (2008). Coastal nitrogen pollution: A review of sources and trends globally and regionally. – *Harmful Algae*, Vol. 8 (1), pp. 14-20.
- Jallet, D., Caballero, M.A., Gallina, A.A., Youngblood, M., Peers, G.** (2016). Photosynthetic physiology and biomass partitioning in the model diatom *Phaeodactylum tricornutum* grown in a sinusoidal light regime. – *Algal Research*. Vol. 18, pp. 51-60.
- Jefferies, R.A.** (1989). Water stress and leaf growth in field-grown crops of potato (*Solanum tuberosum* L.) – *Journal of Experimental Botany*. Vol 40 (12), pp. 375–1381.
- Jefferies, R.A.** (1993). Responses of potato genotypes to drought. I. Expansion of individual leaves and osmotic adjustment. – *Annals of Applied Biology*. Vol. 122, pp. 93–104.
- Jefferies, R.A., Mackerron, D.K.L.** (1989). Radiation interception and growth of irrigated and droughted potato (*Solanum tuberosum*). – *Field Crops Research*. Vol. 22 (2), pp. 101-112.
- Jefferies, R.A., MacKerron, D.K.L.** (1993). Responses of potato genotypes to drought. II. Leaf area index, growth and yield. – *Annals of Applied Biology*. Vol. 122, pp. 105–112.
- Jiang, C.D., Wang, X., Gao, H.Y., Shi, L., Chow, W.S.** (2011). Systemic regulation of leaf anatomical structure, photosynthetic performance, and high-light tolerance in sorghum. – *Plant Physiology*. Vol. 155 (3), pp. 1416-1424.

- Johnson, D.A.** (2007). Potato health management (Second Edition). American Phytopathological Society (APS Press). USA: St. Paul. 272 p.
- Jones, H.G.** (1992). Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology (2nd ed.). Cambridge University Press, Cambridge. 428 p.
- Jõudu, J.** (2002a). Kartulikasvatus: Agrotehnoloogia. Koost. J. Jõudu. Tartu: Eesti Põllumajandusülikool. 559 lk.
- Jõudu, J.** (2002b). Kartulikasvatus: Kartuli kasvu mõjutavad tegurid ja mugulate moodustumine. Koost. J. Jõudu. Tartu: Eesti Põllumajandusülikool. 559 lk.
- Kartul. - *Eesti Taimakasvatuse Instituut*. <http://www.etki.ee/index.php/sortide-kirjeldused/77-kartul?showall=1> (19.02.2018).
- Kennedy, G.G.** (2009). Colorado Potato Beetle. - *Encyclopedia of Insects (Second Edition)*, pp. 212-213.
- Kessler, A., Baldwin, I.T.** (2001). Defensive Function of Herbivore-Induced Plant Volatile Emissions in Nature. – *Science*. Vol. 291 (5511), pp. 2141-2144.
- Kolbe, H., Stephan-Beckmann, S.** (1997a). Development, growth, and chemical composition of the potato crop (*Solanum tuberosum* L.). I. Leaf and stem. - *Potato Research*. Vol. 40, pp. 111–129.
- Kolbe, H., Stephan-Beckmann, S.** (1997b). Development, growth, and chemical composition of the potato crop (*Solanum tuberosum* L.). II. Tuber and whole plant. - *Potato Research*. Vol. 40, pp. 135–153.
- Kuldkepp, P., Roostalu, H.** (2002). Kartulikasvatus: Kartuli väetamine. Koost. J. Jõudu. Tartu: Eesti Põllumajandusülikool. 559 lk.
- Kuusik, A.** (1978). Kartulimardikas: Bioloogia ja tõrje. Tallinn: „Valgus“. 118 lk.
- Lambers, H., Chapin, F.S., Pons, T.L.** (2008). Photosynthesis. - *Plant Physiological Ecology*, pp. 11-99.
- Lamont, B.B., Groom, P.K., Cowling, R.M.** (2002). High leaf mass per area of related species assemblages may reflect low rainfall and carbon isotope discrimination rather than low phosphorus and nitrogen concentrations. – *Functional Ecology*. Vol. 16 (3), pp. 403-412.
- Larcher, W.** (2003). Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups (Fourth Edition). Springer. 450 p.
- Lauringson, E., Talgre, L.** (2014). Vahekultuurid külvikorras. - *MES nõuandeteenistus*. <https://www.pikk.ee/valdkonnad/taimekasvatus/kulvikord/vahekultuurid-kulvikorras/> (16.05.2018).
- Levy, D., Coleman, W.K., Veilleux, R.E.** (2013). Adaptation of potato to water shortage: irrigation management and enhancement of tolerance to drought and salinity. - *American Journal of Potato Research*. Vol. 90, pp. 186–206.

- Liman, A.S., Dalin, P., Björkman, C.** (2017). Enhanced leaf nitrogen status stabilizes omnivore population density. - *Oecologia*. Vol. 183 (1), pp. 57-65.
- Liu, F., Jensen, C.R., Shahanzari, A., Andersen, M.N., Jacobsen, S.-E.** (2005). ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. – *Plant Science*. Elsevier. Vol. 168 (3), pp. 831-836.
- Liu, F., Shahnazari, A., Andersen, M.N., Jacobsen, S.-E., Jensen, C.R.** (2006). Physiological responses of potato (*Solanum tuberosum* L.) to partial root-zone drying: ABA signalling, leaf gas exchange, and water use efficiency. - *Journal of Experimental Botany*. Vol. 57 (14), pp. 3727–3735.
- Logan, P.A., Casagrande, R.A., Faubert, H.H., Drummond, F.A.** (1985). Temperature-dependent development and feeding of immature Colorado potato beetles. *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae). - *Environmental Entomology*. Vol. 14, pp. 275-283.
- Lõiveke, H.** (2002). Kartulikasvatus: Kartulil levivad haigused ja nende tõrje. Koost. J. Jõudu. Tartu: Eesti Põllumajandusülikool. 559 lk.
- Mace, K.C., Mills, N.J.** (2015). Response of walnut aphid populations to increasing foliar nitrogen content. – *Agricultural and Forest Entomology*. Vol. 17 (3), pp. 277-284.
- Mattson Jr., W. J.** (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. – *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 11, pp. 119-161.
- Miidla, H.** (1984). Taimefüsioloogia. Tallinn: „Valgus“. 423 lk.
- Mikkelsen, R., Hartz, T.K.** (2008). Nitrogen sources for organic crop production. - *Better Crops*. Vol. 92, pp. 1-19.
- Mithöfer, A., Boland, W.** (2012). Plant Defense Against Herbivores: Chemical Aspects. – *Annual Review of Plant Biology*. Vol. 63, pp. 431-450.
- Musyoka, M.W., Adamtey, N., Muriuki, A.W., Cadisch, G.** (2017). Effect of organic and conventional farming systems on nitrogen use efficiency of potato, maize and vegetables in the Central highlands of Kenya. - *European Journal of Agronomy*. Vol. 86, pp. 24-36.
- Nelson, N., Yocum, C.F.** (2006). Structure and function of photosystems I and II. - *Annual Review of Plant Biology*. Annual Reviews. Vol. 57, pp. 521–565.
- O'Brien, P.J., Allen, E.J., Firman, D.M.** (1998). A review of some studies into tuber initiation in potato (*Solanum tuberosum*) crops.- *Journal of Agricultural Science*. Vol. 130, pp. 251–270.
- Ojala, J.C., Stark, J.C., Kleinkopf, G.E.** (1990). Influence of irrigation and nitrogen management on potato yield and quality. - *American Potato Journal*. Vol. 67 (1), pp. 29–43.
- Onoda, Y., Hikosaka, K., Hirose, T.** (2004). Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. – *Functional Ecology*. Vol. 18 (3), pp. 419-425.
- Orians, C.M., Thorn, A., Gómez, S.** (2011). Herbivore-induced resource sequestration in plants: why bother? – *Oecologia*. Vol. 167 (1).

- Pavek, M. J.** (2014). The potato: botany, production and uses. (Eds. R. Navarre, M.J. Pavek). CPI Group (UK) Ltd, Croydon, 382 p.
- Peschiutta, M., L., Scholz, F. G., Goldstein, G., Bucci, S.J.** (2018). Herbivory alters plant carbon assimilation, patterns of biomass allocation and nitrogen use efficiency. - *Acta Oecologica*. Vol. 86, pp. 9-16.
- PM03: Põllukultuuride kasvupind. – *Eesti Statistika andmebaas*.
<http://andmebaas.stat.ee/Index.aspx?lang=et&DataSetCode=PM03#> (02.02.2018).
- PM04: Põllukultuuride saak. – *Eesti Statistika andmebaas*.
<http://andmebaas.stat.ee/Index.aspx?lang=et&DataSetCode=PM04> (02.02.2018).
- Polley, H.W.** (2002). Implications of atmospheric and climate change for crop yield and water use efficiency.- *Crop Science*. Vol. 42, pp. 131–140.
- Pompelli, M. F., Martins, S. C. V, Antunes, W. C., Chaves, A. R. M., DaMatta, F. M.** (2010). Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions. - *Journal of Plant Physiology*. Vol. 167 (13), pp. 1052-1060.
- Poorter H., Villar, R.** (1997). Chemical composition of plants: causes and consequences of variation in allocation of C to different plant constituents. - *Plant resource allocation*, pp. 39–72.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Vill, R.** (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. – *New Phytologist*. Vol. 183 (3), pp. 565-588.
- Qiu, G., Y., Wang, L., He, X., Zhang, X., Chen, S., Chen, J., Yang, Y.** (2008). Water use efficiency and evapotranspiration of winter wheat and its response to irrigation regime in the north China plain. – *Agricultural and Forest Meteorology*. Vol. 148, pp. 1848-1859.
- Saar, A.** (1967). Fotosüntees ja saak. Tartu: EPA rotaprint. 34 lk.
- Sadras, V.O., Milroy. S.P.** (1996). Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: a review. - *Field Crops Research*. Vol. 47 (2-3), pp. 253-266.
- Sauge, M., Grechi, I., Poëssel, J.** (2010). Nitrogen fertilization effects on *Myzus persicae* aphid dynamics on peach: vegetative growth allocation or chemical defence? - *Entomologia Experimentalis et Applicata*, Vol. 136, pp. 123–133.
- Schowalter, T.D.** (2011). Herbivory. - *Insect Ecology (Third Edition)*, pp. 359-396.
- Shangguan, Z.P., Shao, M.A., Dyckmans, J.** (2000). Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat. - *Environmental and Experimental Botany*. Vol. 44 (2), pp 141-149.
- Steduto, P.** (1996). Water Use Efficiency. - *Sustainability of Irrigated Agriculture*. Vol. 312, pp. 193-209.
- Zhao, D., Reddy, K.R., Kakani, V.G., Reddy, V.R.** (2005). Nitrogen deficiency effects on plant growth, leaf photosynthesis, and hyperspectral reflectance properties of sorghum. - *European Journal of Agronomy*. Vol. 22 (4), pp. 391-403.

- Tein, B.** (2014). Kartulikasvatuse agrotehnikad. – *MES nõuandeteenistus*.
http://www.pikk.ee/valdkonnad/taimekasvatuse/koogiviljandus/kartul/kartulikasvatuse-agrotehnikad#.WpWWDahl_IU (27.02.2018).
- Topbjerg, H.B., Kaminski, K. P., Markussen, B., Kørup, K., Nielsen, K.L., Kirk, H., K., Andersen, M., N., Liu, G.** (2014). Physiological factors affecting intrinsic water use efficiency of potato clones within a dihaploid mapping population under well-watered and drought-stressed conditions. - *Scientia Horticulturae*. Vol. 178, pp. 61-69.
- Tuzet, A.J.** (2011). Stomatal Conductance, Photosynthesis, and Transpiration, Modeling. - *Encyclopedia of Agrophysics*. Encyclopedia of Earth Sciences Series (Eds. J. Gliński, J. Horabik, J. Lipiec), Springer, Dordrecht.
- Vanderklein, D., Reich, P.** (1999). The effect of defoliation intensity and history on photosynthesis, growth and carbon reserves of two conifers with contrasting leaf lifespans and growth habits. - *New Phytologist*. Vol. 144, pp. 121-132.
- Wang, Y., Zhang, X(a), Liu, X., Zhang, X(b), Shao, L., Sun, H., Chen, S.** (2013). The effects of nitrogen supply and water regime on instantaneous WUE, time-integrated WUE and carbon isotope discrimination in winter wheat, - *Field Crops Research*. Vol. 144, pp. 236-244.
- Wang, Y., Liu, F., Andersen, M.N., Jensen, C.R.** (2010). Improved plant nitrogen nutrition contributes to higher water use efficiency in tomatoes under alternate partial root-zone irrigation. - *Functional Plant Biology*. Vol. 37, pp. 175–182.
- Viiralt, R.** (2006). Eritüübiliste rohumaade rajamine ja kasutamine I: Produktiooniprotsess rohumaal. (Koost. A. Bender). Tartu: Tartu Ülikooli Kirjastus. 338 lk.
- Wirén, N., Gazzarrini, S., Frommer, W.B.** (1997). Regulation of mineral nitrogen uptake in plants. – *Plant and Soil*. Vol. 196 (2), pp. 191-199.
- Wright, I.J., Reich, P.B. Westoby, M. jt.** (2004). The worldwide leaf economics spectrum. - *Nature*. Vol. 428, pp. 821–827.
- Xiong, D., Wang, D., Liu, X., Peng, S., Huang, J., Li, Y.** (2016). Leaf density explains variation in leaf mass per area in rice between cultivars and nitrogen treatments. - *Annals of Botany*. Vol. 117 (6), pp. 963–971.
- Xu, Q.F., Tsai, C.L., Tsai, C.Y.** (1992). Interaction of potassium with the form and amount of nitrogen nutrition on growth and uptake of maize. - *Journal of Plant Nutrition*. Vol. 15 (1), pp. 23-33.
- Yamori, W., Evans, J.R, von Caemmerer, S.** (2010a). Effects of growth and measurement light intensities on temperature dependence of CO₂ assimilation rate in tobacco leaves. – *Plant, Cell and Environment*, (Ed. A. Amtmann). Vol. 33 (3), pp. 332–343.

- Yamori, W.** (2016). Chapter 9 – Photosynthesis and respiration. – *Plant Factory: An Indoor Vertical Farming System for Efficient Quality Food Production*. (Eds. T. Kozai jt). Academic Press. pp 141-150.
- Yamori, W., Noguchi, K., Hanba, Y.T., Terashima, I.** (2006). Effects of internal conductance on the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves from contrasting growth temperatures. – *Plant and Cell Physiology*. Vol 47 (8), pp. 1069–1080.
- Yamori, W., Noguchi, K., Hikosaka, K., Terashima, I.** (2010b). Phenotypic plasticity in photosynthetic temperature acclimation among crop species with different cold tolerances. - *Plant Physiology*. Vol. 152, pp. 388–399.
- Yamori, W., Noguchi, K., Terashima, I.** (2005). Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. – *Plant, Cell and Environment*. Vol. 28 (4), pp. 536–547.
- Yao, H., Zhang, Y., Yi, X., Hu, Y., Luo, H., Gou, L., Zhang, W.** (2015). Plant density alters nitrogen partitioning among photosynthetic components, leaf photosynthetic capacity and photosynthetic nitrogen use efficiency in field-grown cotton. - *Field Crops Research*. Vol. 184, pp. 39-49.

Lihtlitsents lõputöö salvestamiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks ning juhendajate kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta

Mina, Eleri Dubolazov,

sünniaeg 23.09.1994

1. annan Eesti Maaülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud lõputöö

Kartuli füsioloogia sõltuvalt viljelusviisist,

mille juhendajad on Tiina Tosens, *PhD* ja Linda-Liisa Veromann-Jürgenson, *MSc*,

1.1. salvestamiseks säilitamise eesmärgil,

1.2. digiarhiivi DSpace lisamiseks ja

1.3. veebikeskkonnas üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Lõputöö autor _____

(allkiri)

Tartu, _____

(kuupäev)

Juhendajate kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta

Luban lõputöö kaitsmisele.

(juhendaja nimi ja allkiri)

(kuupäev)